LICHT- UND ELEKTRONENMIKROSKOPISCHE UNTERSUCHUNGEN AN MEIOTISCHEN BASIDIEN VON COPRINUS RADIATUS (BOLT) FR.

Inaugural-Dissertation

zur

Erlangung der Doktorwürde

der

Mathematisch-Naturwissenschaftlichen Fakultät

der Freien Universität Berlin

vorgelegt von

Volker Lerbs

aus Berlin

1970

LICHT- UND ELEKTRONENMIKROSKOPISCHE UNTERSUCHUNGEN AN MEIOTISCHEN BASIDIEN VON COPRINUS RADIATUS (BOLT) FR.

Inaugural-Dissertation

zur

Erlangung der Doktorwürde

der

Mathematisch-Naturwissenschaftlichen Fakultät

der Freien Universität Berlin

vorgelegt von

Volker Lerbs

aus Berlin

UNIV.
LEIDEN
BIBL.

1.Gutachter: Frau Prof.Dr.Ch.Thielke
2.Gutachter: Herr Prof.Dr.J.Poelt

Tag der Promotion: 31. JULI 1970

Inhaltsverzeichnis

	Seite
Einleitung	1.
Material und Methode	3
Ergebnisse	
I. Die Entwicklung der Fruchtkörper	7
II. Lichtmikroskopische Untersuchung der Basidien	
1. Die Entwicklung der Basidien	9
2. Der Meioseablauf nach Vitaluntersuchungen	1o
3. Der Meioseablauf nach Untersuchungen am fixierten Material	12
4. Die Sporenbildung	14
III. Elektronenmikroskopische Untersuchung der Basidien	
1. Die prämeiotische Basidie	15
2. Die meiotische Basidie	
2.1. Die terminale Kernverlagerung	19
2.2. Die Konzentration von DNS-Material	2o
2.3. Die Erscheinungsformen des endoplasmatischen Reticulums (ER)	
2.3.1. Die Zisternenstapel	21
2.3.2. Das wandständige ER	22
2.3.3. Der ER-Komplex	23
2.3.3.1. Präparative Einflüsse auf die Strukturerhaltung	25
2.3.3.2. Sein Verhalten während des Meioseablaufs	27

Seite

2.4. Der Spindelapparat
2.4.1. Die Methodik seiner Strukturerhaltung 29
2.4.2. Das Centriol 30
2.4.3. Die Spindel 33
2.4.3.1. Präparative Einflüsse auf die Strukturerhaltung 34
2.5. Die Restitution der Kernmembran 35
3. Die postmeiotische Basidie 36

Diskussion

1. Zur Frage der ER-Elemente
1.1. Die Zisternenstapel 37
1.2. Das wandständige ER 38
1.3. Der ER-Komplex 40
2. Zum Ablauf der Meiose
2.1. Die Kernteilung bei den Pilzen 55
2.2. Die Centriolen der Pilze 59
2.3. Der Spindelapparat 67
3. Zur Darstellung der Mitochondrien 73

Zusammenfassung 75

Literaturverzeichnis 77

Abbildungen 98

EINLEITUNG

Seit Jahren enthält die mycologische Literatur eine Kontroverse über die Existenz des Spindelapparates während der Mitose (ROBINOW und BAKERSPIGEL 1965). Dabei sehen die Autoren der einen Gruppe auf Grund induktiver Beweisführung in ihren Arbeiten eine Bestätigung für echte Mitosen im Pilzkern (SOMERS u.a.1960, WARD und CIURYSEK 1961,1962, FULLER 1962, ROBINOW 1963, HARTMANN 1964, DUNCAN und MACDONALD 1965, FULLER und REICHLE 1965). OLIVE (1953) hat diese Erkenntnis im Anschluß an eine umfassende Übersicht so formuliert: "Mitotic divisions occurring in the vegetative phase of the fungi are essentially the same as in higher organisms, although the details are frequently obscured by the small size of the nuclei." Auf der anderen Seite stehen aber eine Anzahl von Veröffentlichungen, in denen Kennzeichen einer normalen Mitose, z.B. der Spindelapparat, nicht nachgewiesen werden können (GIRBARDT 1956a,b,1959, HASHIMOTO u.a.1958, 1959, TURIAN 1959, BAKERSPIGEL 1959,1960, TURIAN und CANTINO 1960, MOORE 1964, u.a.).
GIRBARDT (1960b,1962,1967) hat auf eine mögliche Mittelstellung der Pilze zwischen niederen und höheren Organismen, Akaryonten und Karyonten, hingewiesen. In seinen Arbeiten interpretiert er die einzelnen Funktionsträger der Kernteilung unter Anwendung einer eigenen Betrachtungsweise (GIRBARDT 1961a,1967,1968). Zahlreiche lichtmikroskopische Beispiele für intranukleäre Mitosen (EVANS 1959, FULLER und REICHLE 1965, ROBINOW und BAKERSPIGEL 1965, ROBINOW und MARAK 1966, AIST 1969, u.a.) scheinen GIRBARDTs Ansicht zu stützen und damit die Sonderstellung der Pilze zu bestätigen. Elektronenmikroskopisch wurde die intranukleäre Spindel bei Myxomyceten (ALDRICH 1969), Phycomyceten (BERLIN und BOWEN 1964, ICHIDA und FULLER 1968, LESSIE und LOVETT 1968) und Ascomyceten (MOOR 1966, ROBINOW und MARAK 1966, SCHRANTZ 1966) beobachtet. Bei

den Basidiomyceten scheint ein derartiger Nachweis für Polystictus versicolor (GIRBARDT 1968) vorzuliegen. Im Widerspruch dazu stehen aber zwei Arbeiten, die eine Fragmentierung der Kernhülle während der Mitose von Armillaria mellea (MOTTA 1969) und der Meiose von Coprinus lagopus (radiatus) (LU 1967) deutlich machen.

In Verbindung mit Untersuchungen der Kernteilung bei Pilzen haben centriolähnliche Körper ein besonderes Interesse gefunden, nachdem ihr Aufbau elektronenmikroskopisch sichtbar gemacht werden konnte. Während bei einigen niederen Pilzen sogar eine radiäre Struktur in Erscheinung tritt (BERLIN und BOWEN 1964, ICHIDA und FULLER 1968, LESSIE und LOVETT 1968) scheint der entsprechende Körper bei den untersuchten höheren Pilzen weitgehend untrukturiert zu sein (MOOR 1966, ROBINOW und MARAK 1966, SCHRANTZ 1966, LU 1967, GIRBARDT 1968, MOTTA 1969). Die genannten Untersuchungen haben zwei Ergebnisse deutlich gemacht:

1. Die vegetative Kernteilung der Pilze scheint nicht nach einem einheitlichen Schema abzulaufen (AIST 1969).
2. Die wichtige Frage, ob die vegetative Kernteilung bei Pilzen als echte Mitose abläuft, ist mit lichtmikroskopischen Untersuchungsmethoden nicht eindeutig zu entscheiden (GIRBARDT 1962).

Die vorliegende Arbeit versucht die Frage zu klären, ob weitere Untersuchungen der Meiose von Coprinus radiatus einen Beitrag zu der von GIRBARDT deutlich gemachten besonderen Stellung der Pilze liefern können.

Der erste Teil enthält eine lichtmikroskopische Orientierung über den Ablauf der Meiose. Im folgenden Teil wird mit Hilfe der Elektronenmikroskopie der Versuch unternommen, erstens das Verhalten der Kernhülle während der Meiose zu klären, und zweitens über die Ergebnisse von LU (1967) hinaus die Genese des centriolähnlichen Körpers zu verfolgen.

MATERIAL UND METHODE

I. Material

Bei dem Untersuchungsobjekt handelt es sich um Coprinus radiatus (BOLT) FR. (bestimmt nach KÜHNER 1967), der im Institut vor einigen Jahren aus Pferdemist isoliert wurde. Es ist anzunehmen, daß der in der Literatur so häufig benutzte Coprinus lagopus sine auct. mit unserem Coprinus radiatus identisch ist.
Dikaryotisches Mycel wurde in Glasdosen (45 x 7o mm) auf sterilisiertem Pferdemist kultiviert (BORRISS 1934a). Nach 6-8 Tagen bildeten sich im Hyphengeflecht die Initialen der Fruchtkörper, die in weiteren 3-4 Tagen bis zur Sporenreife heranwuchsen. In verschiedenen Entwicklungsstadien wurden die Fruchtkörper dekapiert und ihr Hymenium untersucht.

II. Lichtmikroskopische Präparationstechnik

Vitaluntersuchungstechnik

Einen Überblick über die Entwicklung der Pilzbasidien vermittelten Handschnitte durch das Hymenium des Fruchtkörpers im Phasenkontrast-Mikroskop. Die weitere Beobachtung erfolgte nach Vitalfluorochromierung mit o.1%iger Tetracyclinlösung (DRAWERT und RÜFFER-BOCK 1964) im Blaulicht des Fluoreszenz-Mikroskops.

Fixier- und Färbetechnik

Fixierung: Von mehreren geprüften Fixierungen führten nur die nach ORTH (siehe GIRBARDT 1962a) und die nach BOUIN (siehe CHOW 1934) zu einer befriedigenden Farbbarkeit der Pilzkerne. Die Fixierungsdauer betrug im ORTHs-Gemisch 36 Stunden und in der BOUINschen Flüssigkeit 3 Tage.

Einbettung: Die Entwässerung des fixierten Materials erfolgte bis zur Einbettung in Paraffin stufenweise über eine Alkohol-Butanol-Reihe.
Färbung: Die ORTH-fixierten Mikrotomschnitte wurden entweder für allgemeine Untersuchungen der Kernverhältnisse 2-3 Tage in Eisenhämatoxylin nach HEIDENHAIN (siehe GIRBARDT 1962a) getaucht oder für den Nachweis des Kernmaterials nach der von ROBINOW (1949) verwendeten und von HRUSHUVETZ (1956) modifizierten HCl-Giemsa-Methode gefärbt. Das letztere Arbeitsziel konnte auch mit dem BOUIN-fixierten Material über eine mehrtägige Tingierung mit Eisenhämatoxylin nach HEIDENHAIN (siehe CHOW 1934) erreicht werden.

III. Elektronenmikroskopische Präparationstechnik

Fixierung: Zur Fixierung des Pilzhymeniums dienten folgende Lösungen:

1. 1.2% $KMnO_4$ in Acetat-Veronal-Puffer pH 7.1, 4°C, 2o-3o min (vergl. LUFT 1956) — Abk.= KMnO$_4$
2. 6.25% Glutaraldehyd in Acetat-Veronal-Puffer pH 7.1, 4°C, 12o min (vergl. SABATINI u.a.1963) — Abk.= Ga
3. 6.25% Glutaraldehyd + 1% OsO_4 in Acetat-Veronal-Puffer pH 7.1, 4°C, 6o-9o min — Abk.= GaO
4. 1% OsO_4 in Acetat-Veronal-Puffer pH 7.1, 4°C, 6o min — Abk.= O
5. 1.5% OsO_4 + 1.65% $K_2Cr_2O_7$ in Acetat-Veronal-Puffer pH 7.1, 4°C, 12o min (vergl. WOHLFARTH-BOTTERMANN 1957) — Abk.= O-bichromat

Nachfixierung: Nach der Ga-Fixierung erfolgte entweder eine Nachfixierung mit einer Lösung von

2a. 1% OsO_4 in Acetat-Veronal-Puffer pH 7.1, 4°C, 6o min (vergl. PALADE 1952) Abk.= Ga/O

oder

2b. 1.2% $KMnO_4$ in Acetat-Veronal-Puffer pH 7.1, 4°C, 1o-15 min Abk.= Ga/$KMnO_4$

Außerdem wurde regelmäßig nach allen Fixierungen eine Stückkontrastierung mit wässrigem Uranylacetat (o.5%, 4°C, 6o-12o min) durchgeführt (vergl. STRUGGER 1956).

Entwässerung: Die Entwässerung des fixierten Materials erfolgte stets über eine abgestufte Alkohol-Verdünnungsreihe. Als Vermittler zwischen dem Alkohol und dem Einbettungsmittel diente Propylenoxid.

Einbettung: Für die Verwendung von Maraglas (Serva) nach ERLANDSON (1964) wurde die folgende Abänderung der Zusammenstellung zwischen dem Epoxid und seinen Reaktionskomponenten ermittelt, die nach der Polymerisation die notwendige Härte für eine gute Schneidbarkeit im Ultramikrotom besaß:

Maraglas 655	2o.o ml
DER 732 (Flexibilisator)	o.o5 ml
Dibutylphthalat (Weichmacher)	o.2 ml
Benzyldimetylamin (Beschleuniger)	o,7 ml

Da die verschiedenen Lieferungen von Maraglas unterschiedliche Polymerisationsergebnisse zur Folge hatten, diente zur Einbettung auch das Epoxyd Epon 812 (Serva) (vergl. LUFT 1961) in der folgenden Zusammenstellung:

Epon 812	5.o ml
DER 732 (Flexibilisator)	o.1 ml
Methylnadicanhydrid (Härter)	1o.o ml
DMP-3o (Beschleuniger)	o.8 ml

Die Polymerisation erfolgte im Trockenschrank bei 60°C innerhalb von 48 Stunden.

Dünnschnitte: Diese wurden mit dem LKB-Ultramikrotom hergestellt und auf Formvar-befilmten Cu-Netzen aufgefangen.

Schnittkontrastierung: Die Schnitte wurden 5 Minuten entweder mit Bleicitrat nach REYNOLDS (1963) oder nach VENABLE und COGGESHALL (1965) kontrastiert.

Elektronenmikroskope: Für die elektronenmikroskopischen Untersuchungen standen zwei Siemens-Geräte vom Typ Elmiskop I und II zur Verfügung (Abteilung für Elektronenmikroskopie der Freien Universität Berlin).

ERGEBNISSE

I. Die Entwicklung der Fruchtkörper

Coprinus radiatus (lagopus) gehört zu den Basidiomyceten, deren Kultur auf einem sterilen Medium zur Fruchtkörperbildung führt. Sein natürliches Substrat, der Pferdemist, wurde schon 1934 von BORRISS in autoklavierter Form zur Kultur benutzt. Auch Malz-Agar mit Zellulosezusatz (VOERBERG 1948) ermöglicht dem Pilz die Bildung kleiner Fruchtkörper.

Die Entwicklung der Coprinus-Fruchtkörper ist von mehreren Außenfaktoren abhängig (TABER 1966), unter denen neben Luftfeuchtigkeit und Temperatur das Licht eine determinierende Rolle spielt (BORRISS 1934b). Wie aus Tabelle 1 ersichtlich, werden in Abhängigkeit vom Tag-Nacht-Rythmus des Lichtes zu bestimmten Tageszeiten auch bestimmte Entwicklungsstadien in den Fruchtkörpern ausgebildet. Einer zeitlichen Umstellung der Rythmik folgt der Pilz vollständig, wenn diese Änderung spätestens auf der Stufe der Initialenbildung erfolgt. Dabei wird deutlich, daß mit fortschreitender Hutentwicklung die Umweltlabilität des Pilzes abnimmt (BORRISS 1934a).

Die von BORRISS (1934a,b) eingeführte künstliche Einteilung des Ablaufs der Fruchtkörperentwicklung orientierte sich am Aussehen der Basidien und ist für die Übertragung auf Kernverhältnisse ungeeignet. Aus diesem Grund wurde in dieser Arbeit eine Einteilung nach der Tag-Nacht-Rythmik gewählt (vergl. dazu Tabelle 1 und 2).

Der 1.Tag der Fruchtkörperentwicklung wird bei Coprinus radiatus dadurch erkennbar, daß sich einige der im Hyphengeflecht angelegten Initialen vergrößern und damit erkennbar ihr Wachstum beginnen. Am Morgen des 2.Tages sind an den kleinen Knötchen schon Hut und Stiel unterscheidbar. Bis zum Abend ragen sie mit ihrer Hutspitze 15 mm über dem Substrat empor und man kann von diesem

Tabelle 1: Die äußeren Merkmale in der Entwicklung des Fruchtkörpers von Coprinus radiatus (vergl.Abb.1, Fig.1-6)

Zeiteintlg.	Darstlg.	Hut Höhe (mm)	Hut Ø (mm)	Stiel Länge (mm)	Merkmale
1.Tag		1	1	1	Fruchtkörper-initialen sind vergrößert
2.Tag morgens	Fig.1	3	3	2	Stiel und Hut unterscheidbar
mittags	Fig.2	6	4	2	
abends	Fig.3	1o	6	3	Hutschuppen abstreifbar
3.Tag morgens	Fig.4	15	1o	1o	Hutfarbe hellgrau
abends	Fig.5	25	14	2o	Hutfarbe schwarz
nachts	Fig.6			12o	Stiel streckt sich, Hut zerfließt

Zeitpunkt an die weißen Schuppen von der Hutoberfläche abstreifen (Abb.1, Fig.3). In der folgenden Nacht wachsen die Fruchtkörper weiter und färben am Morgen des 3. Tages ihren Hut grau (Abb.1, Fig.4). An diesem Tag bildet Coprinus radiatus seine schwarzen Sporen bis zur Reife aus (Abb.1, Fig.5), um sie in der folgenden Nacht nach Stielstreckung, Öffnung und schleimiger Auflösung des Hutes freizugeben (Abb.1, Fig.6).
In den Glasdosen erscheinen in der ersten Generation 3-5 Fruchtkörper, die sich bis zur Sporenreife voll entwickeln. Nach Entfernung der Initialen am 1. oder 2. Tag tritt meistens eine zweite Generation von 3-5 weiteren Fruchtkörpern auf.

II. Lichtmikroskopische Untersuchung der Basidien

1. Die Entwicklung der Basidien

Einen besonderen Vorzug für cytologische Untersuchungen bietet Coprinus radiatus dadurch, daß der Entwicklungszustand der Basidien an ihrer Größe, sowie der Anzahl, der Lage und des Durchmessers ihrer Zellkerne bestimmt werden kann. Ein Vorteil des Untersuchungsobjekts zeigt sich auch darin, daß alle hier beschriebenen Prozesse der Basidienentwicklung, insbesondere die Kernveränderungen, in allen Basidien eines Fruchtkörpers weitgehend simultan ablaufen.
Die orientierenden Untersuchungen der Basidien und die in Tabelle 2 zusammengefaßten Meßergebnisse basieren auf Vitaluntersuchungen unter dem Phasenkontrast-Mikroskop. Das nach der ORTH-Eisenhämatoxylin-Methode behandelte Material bestätigt unter Berücksichtigung von Fixierungsartefakten diese Beobachtungen.
Die in der Trama sich befindenden Hyphen gliedern nach Schnallenbildung am 1.Tag an ihrer Oberfläche dikaryotische Zellen ab. Damit folgt der Pilz im jungen Hymenium dem Lehrbuchschema, das für die fruktifizierende Phase eines Basidiomyceten die Dikaryophase fordert.
Am 2.Tag wird morgens eine Differenzierung zwischen den zylindrischen Zellen deutlich: einzelne keulenförmige Zellen ragen aus der sonst homogenen Hymeniumschicht heraus und geben sich so als lange Basidien zu erkennen (vergl.Abb.2, Fig.1). Nach der Karyogamie, die sich mittags vollzieht, kann man feststellen, daß zwischen den Paraphysen noch kürzere Basidien stehen (vergl.Abb.2, Fig.2). Während die sterilen Paraphysen in dieser Phase an zwei haploiden Kernen erkennbar sind, haben beide Basidienformen diploide Kerne, die außerdem wohl durch Wasseraufnahme größer sind als die Summe der haploiden.

In den Paraphysen läßt sich Glycogen nachweisen. Wahrscheinlich dient es als Ausgangsmaterial für die Vakuolisierung, die zur Vergrößerung dieser Zellen führt.

Zum Hymenium gehören weiterhin Cystiden, die mit ihrer blasenartigen Gestalt die langen Basidien überragen und so den Abstand zwischen den Lamellen erhalten (vergl. Abb.2, Fig.1).

2. Der Meioseablauf nach Vitaluntersuchungen

Die Diplophase dauert bei Coprinus radiatus nur etwa 6-8 Stunden. Am Abend des 2.Tages beginnt in den Fruchtkörpern die Meiose, die sich in den Basidien terminal vollzieht. Dazu verlagert sich der diploide Kern apikalwärts und die dort befindliche Vakuole weicht in den Bauch der keulenförmigen Basidie aus. Etwa 3o Minuten nach diesem Stellungswechsel wird in der meiotischen Basidie der Nukleolus diffus und verschwindet.
Das Verbleiben der Kernmembran und weitere Einzelheiten über den Ablauf der Kernteilung werden im Phasenkontrast- und im Fluoreszenz-Bild durch eine oszillierende Bewegung kleinster Teilchen verdeckt, die den ganzen Bereich der Basidienspitze ergreift. 1o Minuten später werden im Phasenkontrast-Bild zwei Kerne mit je einem Nukleolus sichtbar, die sich anschließend basalwärts in den Bauch der Basidie verlagern, sich dort etwa 15 Minuten aufhalten und dann in die terminale Stellung zurückkehren (vergl.Abb.2, Fig.3). Der Ablauf der unmittelbar folgenden 2.meiotischen Teilung bestätigt mit der gleichzeitigen Teilung der beiden Kerne die obigen Beobachtungen. Anschließend verlagern sich die so entstandenen vier Kerne in den Bauch der Basidie. Die Dauer der beiden meiotischen Teilungen beträgt somit etwa 3o-45 Minuten.

Tabelle 2: Die Entwicklung der Basidien im Fruchtkörper von Coprinus radiatus (vergl. Abb.2).

Zeiteintlg.	Darstlg. Abb.2	Basidiengröße in µ kB lg.	kB br.	lB lg.	lB br.	Kernverhältnisse Kern-Ø in µ kB	lB	Kernzahl	
2.Tag									
morgens	Fig.1	14	4	19	8	1.9	3.o	2	
mittags	Fig.2	23	7	31	12	4.5	5.7	1	Ende der Dikaryphase
nachm.		24	9	36	15	4.7	7.1	1	
abends	Fig.3	32	13	44	17	2.6	3.6	2	1.meiot.Tlg.
		33	13	45	16	1.8	2.1	4	2.meiot.Tlg.
3.Tag									
morgens	Fig.4	3o	11	38	11	2.o	2.1	4	Sporenbildg.
nachm.		29	1o	35	9	Kernmaterial i.d.Sporen gewandert			Sporenreife Größe 13 x 6.5µ
nachts									Sporenfreigabe

kB=kurze Basidie, lB=lange Basidie

Die Nukleolen erscheinen im Phasenkontrast als linsenförmige Körper, die stets an der Peripherie der Kerne liegen. Bei solchen Beobachtungen der lebenden Zelle kann man feststellen, daß die Kerne ständig ihre Lage verändern.

Durch die oben beschriebene Differenzierung kommt es bei diesem Pilz zu einem regelmäßigen Muster, bei dem sich über die gesamte Lamellenfläche Basidien und Paraphysen abwechselnd verteilen (vergl.die elektr.mikr.Abb.8).

Die Vitalfluorochromierung mit Tetracyclin, die nach DRAWERT und RÜFFER-BOCK (1964) den Nachweis des endoplasmatischen Reticulums (ER), der Dictyosomen und Chondriosomen ermöglicht, bestätigt in den Basidien die Anwesenheit von ER.
In der frühmeiotischen Basidie wird in sich veränderndem Abstand zum Plasmalemma eine fluoreszierende Membran sichtbar, die als ER angesehen werden muß. In der meiotischen Basidie tritt in der Nähe des noch geschlossenen Kerns und in der Nachbarschaft zum Meioseraum eine fast kerngroße, stark fluoreszierende Struktur auf. Sie steht mit der wandständigen ER-Membran in Verbindung und kann nach den lichtmikroskopischen Beobachtungen als Zusammenballung von ER-Membranen angesehen werden.

3. Der Meioseablauf nach Untersuchungen am fixierten Material

Die Schwierigkeiten in Interphasekernen von höheren Pilzen DNS nachzuweisen, veranlaßten PINTO-LOPES (1949) bei Coprinus radiatus von "strukturlosen Kernen" zu sprechen. Nach TSCHERMAK-WOESS (1963) könnte eine weitgehende Entspiralisierung des Chromatins als Ursache dieser Schwierigkeit angesehen werden.
In den Färbeversuchen mit prämeiotischem Material von Coprinus radiatus brachte weder die Feulgen-Reaktion noch die ORTH- oder BOUIN-Eisenhämatoxylin-Methode einen Hinweis auf Kernmaterial. Nur die ORTH-Giemsa-Methode erzielte eine schwache Blaureaktion der RNS des Nukleolus und über den ganzen Kern verteilt ein feines Netz violettroter Fäden. Daß es sich dabei um verteiltes Kernmaterial handelt, erscheint dadurch gestützt, daß im meiotischen Kern intensiv violett-rot gefärbte Partikel in Erscheinung treten.
Die folgenden Beobachtungen der Meiose beruhen auf der Auswertung des mit ORTH-Giemsa und BOUIN-Eisenhämatoxylin

behandelten Materials. In Bezug auf das Verhalten des Kernmaterials sind die Ergebnisse beider Methoden identisch. BOUIN-Eisenhämätoxylin gestattet aber weitergehende Aussagen über den Kernspindelapparat (vergl.Abb.3).

Das erste Anzeichen für den Beginn der Meiose besteht während der terminalen Kernverlagerung in der Konzentration von Kernmaterial an der apikalen Kernseite. Zu diesem Zeitpunkt liegt der Nukleolus am Fuße des Kerns und mehrere Beobachtungen sprechen für die Annahme, daß er in einem basalwärts ausgeweiteten Kernsack verschwindet. Inzwischen hat sich das Kernmaterial zu einem grobgranulären Haufen konzentriert (Abb.3, Fig.2), wobei die von höheren Organismen bekannten Stadien der Prophase I nicht erkennbar werden.
Da die Kondensation des DNS-Materials die Prophase einleitet, muß man feststellen, daß die Meiose bei Coprinus radiatus während der terminalen Kernverlagerung beginnt. Zusammen ermöglichen diese beiden Kriterien eine sichere Feststellung des Meiosebeginns in den elektronenmikroskopischen Bildern.
Die Zahl der Chromosomen wird nach ESSER und KUENEN (1965) für Coprinus radiatus mit n = 8-9 angegeben. Die Anzahl der Kernpartikel konnte wegen ihrer geringen Größe nicht genau bestimmt werden, liegt aber im Bereich dieser Angabe.
Die Beobachtung, daß sich der Partikelhaufen zu einem Ring anordnet, entspricht wohl der Diakinese bei der Meiose höherer Organismen, da von diesem Stadium an die Kernmembran nicht mehr nachweisbar ist (Abb.3, Fig.3). Mit Abschluß der Prophase ändert sich die Ringanordnung in zwei geschlossene Gruppen, die sich an der Äquatorebene der zukünftigen Teilungsfigur gegenüberstehen. Mit Beginn der Metaphase werden außerdem zwei punktförmige Strukturen sichtbar, die die Pole der Teilungsfigur

bilden (Abb.3, Fig.4 und 7). Da diese Teilungsfigur während Meiose I und II regelmäßig senkrecht zur Basidienlängsachse verläuft, gehört Coprinus radiatus zu den Vertretern mit Chiastobasidien. In der Teilungsfigur scheinen die distinkten Pole die Anziehungspunkte für die Trennung der Kernpartikel aus der Äquatorebene zu bilden. In der Folge erscheinen die Fig.5 und 7 als Telophasen. Die Interkinesekerne besitzen je einen Nukleolus (Abb.3, Fig.6) und verlagern sich in den Bauch der Basidie, um danach zur Meiose II in die Basidienspitze zurückzukehren.
In den zwei Tochterkernen beginnt Prophase II simultan wieder mit der Konzentration des Kernmaterials. Der Aufbau von zwei Teilungsfiguren mit den Kernpartikeln und den vier Polen erfolgt fast in einer Ebene. Das Produkt des Meioseablaufs sind vier haploide Kerne, die sich anschließend wieder in das Zentrum der Basidie verlagern.

4. Die Sporenbildung

Am Morgen des 3.Tages bildet Coprinus radiatus über eine Sprossung vier getrennt stehende Sporen aus, die über Sterigmen bis zur Reife mit der Basidie verbunden bleiben (Abb.2, Fig.4). Die Wanderung des Kernmaterials in die Sporen konnte nicht nachgewiesen werden, weil die Sporen zu diesem Zeitpunkt schon durch Inkrustierung ihrer Wand für das Lichtmikroskop undurchsichtig sind.

Mit der Größenzunahme der Paraphysen scheint auf die Basidien ein Druck ausgeübt zu werden, der in ihrer Gestaltsänderung zum Ausdruck kommt (Abb.2, Fig.4). Man kann, ohne eine aktive Kernbewegung auszuschließen, annehmen, daß dieser Paraphysendruck in Verbindung mit der beginnenden Vakuolisierung der Basidien bei der Materialverlagerung in die Sporen eine Rolle spielt.

III. Elektronenmikroskopische Untersuchung der Basidien

1. Die prämeiotische Basidie

Die Ausgangsbasis für die unten folgenden Darstellungen bildet das $KMnO_4$-fixierte Material, dessen elektronenmikroskopisches Bild durch den starken Kontrastunterschied zwischen den Membransystemen und der Cytoplasma-Grundstruktur gekennzeichnet ist. Zum Vergleich zeigt Abb.9 eine diploide Basidie nach GaO-Fixierung, in der die Membranen durch den Ribosomenkontrast in den Hintergrund treten. Die anschließende Darstellung nach O-bichromat-Fixierung (Abb.1o) ist in der Wiedergabe der Substruktur der GaO-Fixierung sehr ähnlich. Wenn in den folgenden Ausführungen neben der $KMnO_4$-Fixierung noch die oben genannten Methoden mit herangezogen werden, so wird im Text besonders darauf hingewiesen.
In den Abbildungen 4-8 des $KMnO_4$-fixierten, prämeiotischen Materials treten die Doppelmembranen der Kerne deutlich hervor. In den jungen, noch zylindrischen Basidien liegen die beiden Kerne stets hintereinander; in den keulenförmigen, älteren meist nebeneinander. Ihr Inhalt erscheint weitgehend homogen und leer. Der Nukleolus ist nur nach GaO- (Abb.9) und O-bichromat-Fixierung (Abb. 1o) durch die Erhaltung und Kontrastierung der RNS-Partikel nachweisbar. Er zeigt die von der Vitalbeobachtung bekannte linsenförmige Gestalt, die im elektronenmikroskopischen Bild als unregelmäßig dichte Anhäufung von Ribosomen in Erscheinung tritt. Die Kernmembran weist in allen Fixierungen Poren auf, die in wenigen Fällen der $KMnO_4$-Fixierung auffallend groß sind und dann als Artefakt angesehen werden müssen (vergl.Abb.8). Während die Kernmembran durch $KMnO_4$ als nahezu gleichmäßige Doppelmembran fixiert wird, erscheint sie nach O-bichromat- (Abb.1o) und besonders nach GaO-Fixierung (Abb.9) durch

blasenartigen Erweiterungen gekennzeichnet. Neben diesen Ausweitungen zeigt die Kernmembran im GaO-Bild eine alternierende Folge schwach und stark kontrastierter Membranabschnitte, die sie damit vom ER unterscheidet.

Ein Vergleich zwischen den Abbildungen 4-8 verdeutlicht, daß die Basidienentwicklung mit einer Zunahme von ER-Membranen verbunden ist. Diese Bestandteile des endoplasmatischen Reticulums verlaufen meist parallel zur Kernhülle und werden im Zusammenhang mit der Meiose behandelt. Außerdem enthält das Cytoplasma der Basidien gleichmäßig verteilt kurze ER-Zisternen. Gelegentlich weisen Schnittbilder auch Kommunikationen zwischen der Kernmembran und dem ER auf. Auf der Doppelmembran konnte ein Partikelbesatz auch in den Abbildungen der Ribosomen-erhaltenden Fixierungen (Abb.9 und 1o) nicht festgestellt werden. Daher muß das ER in den Basidien von Coprinus radiatus dem glatten Typ (smooth surfaced) zugerechnet werden. Weiterhin fällt auf, daß diese Doppelmembran nach der GaO-Fixierung (Abb.9), ebenso wie die Kernhülle, blasenartige Erweiterungen aufweist.
Die Zahl der Mitochondrien nimmt in den Basidien bis zur Sporenreife deutlich zu. Hinweise auf die Art ihrer Vermehrung konnten aber nicht entdeckt werden. Es fällt sowohl in den Längs- wie Querschnitten durch das Hymenium auf, daß in den dikaryotischen Basidien vorwiegend rundlich-elliptische Mitochondrien (o.2-o.4 x o.4-o.8 μ) vorkommen, während längliche Formen (o.3-o.5 x o.5-1.6 μ) erst in späteren Stadien entdeckt werden können. Nach den Schnittbildern scheinen alle Mitochondrien in den Basidien dem Cristae-Typ anzugehören. Die Cristae-Dichte (Anzahl der Cristae auf einer senkrecht zur Vorzugsrichtung der Membranen liegenden Gerade von 1 μ Länge) wurde mit etwa 6-1o ermittelt.

Die Erhaltung der Mitochondrien unterliegt offenbar leicht Veränderungen und ist daher in den verwendeten Fixierungen sehr unterschiedlich zu bewerten. Ihre beste Darstellung zeigen sie nach $KMnO_4$-Fixierung (Abb.4-8), wenn man berücksichtigt, daß hier eine Erhöhung der Gesamtgröße im Vergleich mit den anderen Fixierungen vorliegt. In den Abbildungen der GaO-Fixierung fällt auf, daß der intracristale Spaltraum einen größeren Durchmesser als der der äußeren Matrix aufweist (Abb.9). Weiterhin erscheinen nach dieser Fixierung in den Mitochondrien häufiger longitudinal verlaufende Cristae (Abb.9). Die stärksten Veränderungen treten allerdings bei der hier angewandten O-bichromat-Fixierung in einer starken Deformierung der Mitochondrien-Membranen auf. Aus diesem Grund müssen die nur nach dieser Fixierung beobachteten ringförmigen Mitochondrien als Artefakte angesehen werden. Gemeinsam sind allen drei Fixierungen scheinbar leere, kontrastlose Stellen im Chondrioplasma, die durch Herauslösen von Material oder Aufblähung entstanden sein können.

Das Plasmalemma wird in der Übersichtsvergrößerung des $KMnO_4$-Bildes in günstigen Fällen als schwach kontrastierte Membranstruktur dargestellt. Häufig tritt diese glatte Membran auch mehr oder weniger stark fragmentiert in Erscheinung. Die GaO-Fixierung erhält das Plasmalemma als wellenförmige Struktur (Abb.9 und 22) und die O-bichromat-Fixierung mit vielen Invaginationen ins Cytoplasma (Abb.1o). Auf seinen Feinbau wird in Zusammenhang mit der Meiose eingegangen. Nach außen wird das Plasmalemma von der Basidienwand geschützt, deren Struktur nur nach der GaO-Fixierung kontrastiert wird.
Im elektronenmikroskopischen Bild der Basidie sind die zwei Vakuolen trotz ihrer markanten Lage nicht immer sofort erkennbar, da sie während der Fixierung leicht schrumpfen. Im günstigsten Fall erscheinen sie nach der

$KMnO_4$-Fixierung unter mäßigem Größenverlust und mit unterschiedlich stark kontrastiertem Inhalt (Abb.4 und 5). Nach der GaO-Fixierung sind die Vakuolen meist in kleinere Bläschen aufgeteilt (Abb.9). Auch bei der O-bichromat-Fixierung unterliegen die Vakuolen einer weitgehenden Schrumpfung. In den Fällen einer ausreichenden Erhaltung ist ihr Inhalt kontrastarm. In der Abb.11 weist eine Vakuole auch einen fädigen Inhalt auf, bei dem es sich um Reste der Tonoplastmembran handeln kann. Die Erfahrungen lassen die Feststellung zu, daß die Erhaltung der Vakuole im Fixierungsprozeß umso schwerer zu erreichen ist, je weiter die Basidienentwicklung fortgeschritten ist. Das legt in Verbindung mit dem differierenden Kontrast in den $KMnO_4$-Bildern die Vermutung nahe, daß die Vakuole in Abhängigkeit vom Entwicklungszustand der Basidie einer Veränderung ihrer Inhaltsstoffe unterliegt.

Die für die Membran-Wiedergabe interessante $KMnO_4$-Fixierung zerstört die Cytoplasma-Grundstruktur weitgehend. Dabei scheint es zur Auflösung der Ribosomen zu kommen, deren Reste in einem gleichmäßig verteilten Kontrast sichtbar werden. Im Gegensatz dazu tritt nach der GaO-Fixierung ein Cytoplasma-Bild auf, in dem stark kontrastierte Ribosomen vorherrschen. Aus dem Bild hebt sich deutlich der Kerninhalt ab, da er bis auf die Ribosomen des Nukleolus partikelfrei erscheint. Ein noch dichterer Kontrast im Cytoplasma tritt als Folge der O-bichromat-Fixierung auf. Neben den bekannten Ribosomen sind noch kleinere Strukturen kontrastiert (Abb.1o). Da auch das Kernplasma einen stärkeren Kontrast aufweist, könnte es sich um eine Darstellung der Plasmagrundsubstanz handeln.

Nach einer Fixierung der $KMnO_4$- und der GaO-Methode traten Vesikelgruppen auf, die eine Ähnlichkeit mit den "multivesikular bodies" (BERNHARD u.a.1955) aufweisen.

Die Gruppen bestehen aus membranbegrenzten Vesikeln unterschiedlicher Größe; sie sind zwischen der Basidienwand und dem Plasmalemma lokalisiert und müssen auf Grund ihres einmaligen Auftretens nach einem Fixierungsablauf als Artefakt angesehen werden (vergl.Abb.38 und 48).

Das Cytoplasma der Basidie ist von den darunterliegenden Tramazellen durch ein Septum getrennt, das mit einer Dolipore versehen ist (Abb.19). In diesem basalen Bereich findet sich auch die bei der Abgliederung der Basidienzelle gebildete Schnalle, deren Septum ebenfalls eine Dolipore besitzt.

2. Die meiotische Basidie

2.1. Die terminale Kernverlagerung

Der Meiose geht regelmäßig eine Verlagerung des diploiden Kerns in die Basidienspitze voraus. Wie die lichtmikroskopischen Vitaluntersuchungen ergaben, ist dieser Stellungswechsel zwischen Vakuole und Kern durch ihre Größe nur dadurch möglich, daß sich beide strecken. Die elektronenmikroskopischen Bilder bestätigen, daß der Kern dieser Gestaltsstreckung in stärkerem Maße unterliegt. Abbildung 12 zeigt im Basidienlängsschnitt den Teil einer Vakuole, den der Kern an einem schmalen Durchgang passiert. Auch der Querschnitt in Abb.11 bestätigt bei einer guten Erhaltung des Vakuolenraums diese Beobachtung.

Nach lichtmikroskopischen Untersuchungen an verschiedenen höheren Pilzen ist das Centriol als Bewegungsorganell des Zellkerns beschrieben worden (WILSON und AIST 1967). Nachdem in den Basidien von Coprinus radiatus lichtmikroskopisch dafür kein Beweis gefunden wurde, warfen die elektronenmikroskopischen Untersuchungen die Frage erneut auf, ob es sich bei dieser Kernverlagerung um eine Wanderung unter Einfluß eines Aktivzentrums handeln könnte.

In diesem Zusammenhang erscheint es bemerkenswert, daß die ersten Hinweise auf die Existenz eines derartigen Körpers aus dem Stadium der terminalen Kernverlagerung stammen. Dabei kann natürlich nicht ausgeschlossen werden, daß dieses Organell schon früher in einer anderen Form existiert. So zeigt Abb.13 eine auffällige Einbuchtung der Kernhülle, die als Folge der Ga/$KMnO_4$-Fixierung lediglich einen schwach kontrastierten Inhalt aufweist (vergl. auch Abb.39). Da die Abbildung aus der Phase der Kernverlagerung stammt und die Einbuchtung der Kernhülle terminal liegt, so könnte es sich dabei um den Ort eines Aktivzentrums handeln.

2.2. Die Konzentration von DNS-Material

Die Abbildungen der meiotischen Basidien zeigen nach $KMnO_4$-Fixierung im Kern kontrastlose Stellen, die als Lokalisation des kondensierten DNS-Materials angesehen werden. Seine Konzentration wurde unmittelbar nach der Kernverlagerung beobachtet. Kurz vor diesem Vorgang erscheint das genetische Material noch gleichmäßig im Kern verteilt (Abb.14). Hat der Meiosekern aber die Basidienspitze erreicht, so erfolgen eine terminale Lokalisation und Konzentration des DNS-Materials in einer Form, wie sie in den Abbildungen 15-17 zum Ausdruck kommt.
Der von höheren Organismen bekannte Paarungsprozeß der DNS-Massen und die Ausbildung synaptischer Komplexe, wie sie von LU (1966b,1967) bei Coprinus lagopus (radiatus) beschrieben worden sind, konnten in den Abbildungen der GaO-Fixierung identifiziert werden (Abb.9).

2.3. Die Erscheinungsformen des endoplasmatischen Reticulums (ER)

In den meiotischen Basidien von Coprinus radiatus tritt das endoplasmatische Reticulum (ER) in drei charakteristischen Formen auf, die sich lokalisieren lassen.

2.3.1. Die Zisternenstapel

Wie berichtet zeichnet sich die prämeiotische Basidie durch die Zunahme von ER-Elementen aus (vergl.Abb.5 und 7). Während der terminalen Kernverlagerung und DNS-Konzentration zur 1.meiotischen Teilung treten nun zusätzlich ER-Zisternen in Erscheinung (vergl.Abb.14-17). Sie liegen gestapelt in unmittelbarer Nähe des Kerns und sind nach dem Querschnitt zu urteilen (Abb.18) keine lokal begrenzten Strukturen, wie die Dictyosomen des Golgi-Apparates. Vielmehr umschließen sie als mehrfach gestaffelte Hüllmembranen von beachtlicher Länge Teile des Basidienkerns.
Eine Kontinuität zwischen diesen Zisternen und der Kernmembran wurde nicht beobachtet, dagegen erscheinen in den Abbildungen häufig Verbindungen zum ER der kernentfernten Zonen des Cytoplasmas (Abb.17).
Die Abbildungen der $KMnO_4$-Fixierung lassen keine Unterschiede in Dimension oder Struktur zwischen den Membranen der Zisternenstapel und der Kernmembran erkennen. Die Ähnlichkeit beider Strukturen wird noch durch Poren unterstützt, die die gestapelten Membranen an einigen Stellen durchbrechen (Abb.18). Außerdem kann man beobachten, daß diese Zisternen an ihren Enden vesikuläre Erweiterungen tragen oder Vesikel in ihrer unmittelbaren Nähe auftreten (Abb.18).

2.3.2. Das wandständige ER

Am Ende der Prophase zeichnet die meiotische Basidie neben dem Zisternenstapel noch eine wandständige ER-Membran aus. Sie verläuft nahezu parallel neben dem Plasmalemma und umhüllt, wie ein Vergleich zwischen einem Längs- und einem Querschnitt zeigt (Abb.19 und 20), in Form eines geschlossenen Zylinders den gesamten Basidieninhalt.
Das Auftreten dieser ER-Membran in der unmittelbaren Nähe des Plasmalemmas führt zu der Vermutung einer gegenseitigen Beziehung. Während das $KMnO_4$-fixierte Material durch die unzureichende Erhaltung der Cytoplasma-Membran dafür keine Beweise liefert, gestatten die Abbildungen der GaO- und O-bichromat-Fixierung weitergehende Feststellungen:
Die Abb.22 der GaO-Fixierung zeigt bei starker Auflösung ein dreischichtiges Plasmalemma. Zwei stärker kontrastierte Schichten bedecken beiderseits eine innere transparente. Die Dimension der Cytoplasmamembran beträgt im Querschnitt nur etwa 1/3 bis 1/4 von der des ER. Der Verlauf des Plasmalemmas erscheint in den Abbildungen der GaO- und O-bichromat-Fixierung wellenförmig und von zahlreichen, auch offenen Invaginationen gekennzeichnet. In der unmittelbaren Nähe dieser Invaginationen fallen zahlreiche Vesikel ins Auge, deren einschichtige Membran gut kontrastiert ist (Abb.23). Es läßt sich allgemein feststellen, daß an den Stellen, an denen der wandständige ER-Zylinder unterbrochen ist, Vesikelketten oder -gruppen lokalisiert sind (Abb.23). Das legt die Folgerung nahe, daß das wandständige ER aus Vesikeln aufgebaut wird, deren Ursprung in der Cytoplasmamembran zu suchen ist.
Nach den Abbildungen der $KMnO_4$-Fixierung bleibt das geschlossene wandständige ER bis zum Aufbau der dritten

Erscheinungsform, dem ER-Komplex, erhalten. Während der Meiose wird der ER-Zylinder fragmentiert und ist in der postmeiotischen Basidie nicht mehr nachweisbar.
Nach den Abbildungen der GaO- und O-bichromat-Fixierung wird das wandständige ER in einer Aufbauphase aus der Vesikelform in den Membranzustand überführt. Der Ursprung der Vesikel weist auf das Plasmalemma hin. Nach Bildung des ER-komplexes und während der Meiose kehrt die wandständige ER-Membran in Übereinstimmung mit der $KMnO_4$-Darstellung in die Vesikelform zurück.

2.3.3. Der ER-Komplex

In dem $KMnO_4$-fixierten Material der meiotischen Basidien tritt nach Abschluß der Kernverlagerung neben den Zisternenstapeln und dem wandständigen ER als dritte Erscheinungsform eine scheinbar organisierte Konzentration von ER auf. Ihr Entstehungsort liegt meistens in der Basidienspitze neben dem Kern.
Wie ein Quer- und Längsschnitt durch die Basidie übereinstimmend zeigen, scheint die 1.Aufbaustufe dieser ER-Konzentration in einer Aufschichtung des wandständig lokalisierten ER an einer Stelle zu bestehen (Abb.24 und 25). Der Vergleich mehrerer Längsschnitte durch ER-Komplexe am Ende ihrer Bildungsphase läßt die Vermutung zu, daß die weitgehende Übereinstimmung charakteristischer Merkmale auf einen regelmäßigen Aufbau des Komplexes zurückgeführt werden kann. Aus Medianschnitten wird deutlich, daß als Bestätigung der obigen Beobachtung der Kern des Komplexes, d.h. die erste Aufbaustufe, durch die parallele Schichtung von ER-Zisternen gekennzeichnet ist (Abb.26 und 27). Dieser 1.Aufbaustufe könnte nun als 2.Stufe die Aufwicklung gefolgt sein, die in umhüllender Membranstapelung zum vollständigen Komplex führt. Einen Hinweis auf diese Möglichkeit der Entstehung liefert die

Tatsache, daß der aufgebaute ER-Komplex mit seiner äußersten Hüllmembran stets mit dem wandständigen ER in Verbindung steht (vergl.Abb.19,26,27, und 28). Weiterhin fällt auf, daß neben dieser Stapelung von ER-Zisternen innerhalb des Membrankörpers eine Vesikelbildung in Erscheinung tritt. Sie ist anschließend an die 2.Aufbaustufe zu beobachten und zeigt in verschiedenen Schnittbildern ebenfalls übereinstimmende Merkmale (vergl.Abb.26 und 27). So ist an den Enden der gestapelten Membranen der 1.Aufbaustufe eine auffallende Vesikulierung zu beobachten. Daneben scheinen auch die umhüllenden Membranen der 2.Aufbaustufe Vesikel zu bilden und zwar in charakteristischer Weise so, daß durch sie eine Segmentierung des Körpers eintritt. Da die äußere Hüllmembran meist ohne Vesikel bleibt kann man folgern, daß ihre Bildung im Körper von innen nach außen fortschreitet.
Die aus den meiotischen Basidien des $KMnO_4$-fixierten Materials abgeleitete hypothetische Genese des ER-Körpers findet in der folgenden schematischen Darstellung ihren Ausdruck (— = ER-Membran, • = Vesikel):

1.Aufbaustufe
Aufschichtung

2.Aufbaustufe
Aufwicklung

3.Stufe
Vesikelbildung

In zahlreichen Abbildungen weicht das Aussehen des ER-Körpers von dem oben beschriebenen Schema ab. Das kann damit erklärt werden, daß die Darstellung nicht mehr der Bildungsphase der Membrankonzentration angehört oder auf einer anderen Schnittebene durch den Komplex beruht. Schnittserien weisen den vollständig ausgebildeten ER-komplex als kugeliges Gebilde aus, das einen Durchmesser von 3 μ annehmen kann und damit die halbe Größe des diploiden Basidienkerns erreicht. Diese ungewöhnlich große Zisternenkonzentration scheint allein aus dem wandständigen ER gebildet zu werden. Da die letztere Membranform aber nach der vollständigen Ausbildung des ER-Komplexes noch weitgehend erhalten erscheint (Abb.19), muß man annehmen, daß sie über eine laufende Materialergänzung verfügt. Dafür kommen neben dem Plasmalemma auch die Zisternenstapel in Betracht, die nachweislich nicht als Membranen an der Komplexbildung teilnehmen, sondern in Vesikelform verschwinden.

2.3.3.1. Präparative Einflüsse auf die Strukturerhaltung

In der elektronenmikroskopischen Darstellung des ER-Körpers zeigt sich eine besondere Abhängigkeit von der Fixierungsmethode. Während die obige Darstellung des Membrankomplexes mit einem geringen Vesikelanteil ($KMnO_4$-Bild) als Fixierungsergebnis der $KMnO_4$-Fixierung angesehen werden muß, tritt nach Anwendung der GaO- (Abb.31) und der O-bichromat-Fixierung (Abb.30 und 32) ein Vesikelkomplex mit einem geringen Anteil an ER-Membranen (O-Bild) in Erscheinung. Weiterhin fällt auf, daß sich die restlichen Membranen auf den Randbezirk des ER-Komplexes beschränken und daß das ER in der Nähe des Körpers und das wandständige ER vorwiegend als Membranen identifiziert werden können.

Um den ursächlichen Zusammenhang zu klären, wurden in einer Untersuchung die benutzten Fixantien in verschiedenen Kombinationen angewendet. Dabei resultierte das $KMnO_4$-Bild des ER-Komplexes aus den folgenden Anwendungsmöglichkeiten von Fixans und Nachfixans: $KMnO_4$; $KMnO_4$/O; $KMnO_4$/O-bichromat; $KMnO_4$/Ga; Ga/$KMnO_4$.
Das Ergebnis zeigt, daß das $KMnO_4$-Bild in allen Fällen auftritt, in denen $KMnO_4$ in der Fixierung auf das Objekt einwirken konnte. In diesen Fällen scheinen die in der Nachfixierung verwendeten Lösungen keine Wirkung mehr auf die Erhaltung des ER-Komplexes ausgeübt zu haben.
Im Fall der Ga/$KMnO_4$-kombination tritt das $KMnO_4$-Bild ebenfalls in Erscheinung. Über den Einfluß des Ga lassen sich keine Aussagen machen, da trotz verschiedener Schnittkontrastierungen in den Abbildungen der reinen Ga-Fixierung kein Membrankontrast erzielt werden konnte. Die kombinierte Fixierungslösung Ga$KMnO_4$ erwies sich durch Reduktion zum Mangan als nicht brauchbar.
Das O-Bild des ER-Komplexes resultierte aus folgenden Kombinationen: O; O/Ga; Ga/O; GaO; O/$KMnO_4$; O-bichromat. Dabei tritt es nach den Fixierungen auf, die O entweder allein (O, O/Ga, O/$KMnO_4$) oder in Lösung mit Ga bzw. Bichromat auf den Komplex einwirken lassen. Im Falle der Ga/O-Fixierung scheint Ga keinen erkennbaren Einfluß auf die Membranerhaltung ausgeübt zu haben. Die Kombination O/$KMnO_4$ ergab Abbildungen, in denen die Membrankonturen nicht einwandfrei identifiziert werden konnten.
Die Frage der Artefaktbildung bei der Fixierung des ER-Körpers wird einen wesentlichen Punkt der Diskussion bilden.

2.3.3.2. Sein Verhalten während des Meioseablaufs

Der vollständig ausgebildete ER-Komplex findet sich regelmäßig in Nachbarschaft zum Kern bzw. Meioseraum (Abb.29 und 3o). Ein Vergleich der elektronenmikroskopischen Abbildungen spricht dafür, daß unmittelbar nach seiner Fertigstellung die Metaphase der 1.meiotischen Teilung beginnt. In den $KMnO_4$-Bildern wird das dadurch erkennbar, daß die Kernhülle in ihrer geschlossenen Form fragmentiert und ein gestreckter Spindelraum ausgebildet wird. Der ER-Körper liegt in den Basidien meistens unterhalb des Meioseraums (Abb.3o und 33). Häufig ist er aber auch in gleicher Höhe lokalisiert, was günstige Querschnittbilder ermöglicht (Abb.34). In einigen Fällen wurde das Vorkommen zweier oder mehrerer ER-Komplexe in Gruppierung um den Spindelraum beobachtet (Abb.34); doch ist sein mehrfaches Auftreten eher in der 2.meiotischen Teilung die Regel. Treten aber während Meiose I zwei ER-Komplexe auf, so werden diese deutlich kleiner ausgebildet. Die in einigen Fällen zusätzlich an der Basidienbasis auftretende ER-Konzentration macht das unten beschriebene Verhalten gleichzeitig mit, ohne daß eine Beziehung zum terminalen Geschehen festgestellt werden konnte (Abb.19).

In der Regel ist der ER-Komplex durch seine Lage an der Begrenzung des Meioseraums mit beteiligt (Abb.29,3o,33 und 34). Aus einigen Abbildungen geht hervor, daß diese Abgrenzung von der äußeren Hüllmembran der ER-Konzentration gebildet wird (Abb.29 und 34).
Sobald mit der Spindelausbildung eine Streckung des Meioseraums stattgefunden hat, weist der ER-Körper auch im $KMnO_4$-Bild eine deutliche Fragmentierung seiner Membranen auf (Abb.33). Außerdem erscheinen zu diesem Zeitpunkt übereinstimmend im $KMnO_4$- (Abb.34) und im O-Bild (Abb.35) in der Umgebung der Spindelpole und am Rande des Meioseraums große Vesikel. Schon in der letzten

Phase der ER-Komplexbildung wurde im $KMnO_4$-Bild der Membrankonzentration eine begrenzte Vesikulierung beobachtet. Ihre starke Zunahme kann als Folge der Membranfragmentierung im Komplex angesehen werden (Abb.33 und 34). Die auffallend großen Vesikel können dabei durch den Zusammenschluß kleinerer gebildet worden sein. Für die Herkunft dieser großen Vesikel aus dem ER-Komplex spricht die Tatsache, daß sie auch häufig im äußeren Bereich seiner Membranen beobachtet werden können. In Übereinstimmung mit den Längsschnitten zeigt auch der Basidienquerschnitt (Abb.34), daß sich die Vesikel an den Spindelpolen konzentrieren, d.h. dort, wo die Bildung der Tochterkerne zu erwarten ist. Das läßt nun die Folgerung zu, daß aus dieser Materialquelle die Restitution der Kernmembran erfolgt.
Am Ende der 1.meiotischen Teilung zeigt sich der ER-Komplex im $KMnO_4$-Bild als eine Gruppierung kurzer Membranfragmente, die über eine Vesikelbildung im Cytoplasma zu verschwinden scheinen. Diese Auflösung erstreckt sich nach Abb.36 bis in die Interkinese und weist dabei häufig eine Vernetzung der Strukturen auf (Abb.37), die als Ausdruck ihrer Labilität erscheint. Mit der Verlagerung der Kerne in den Bauch der Basidie verschwinden fast alle Komplex-Fragmente. Man kann annehmen, daß ihr Verschwinden dem erneuten Aufbau des wandständigen ER dient.

Mit der meiotischen Prophase II werden vermutlich in Zusammenhang mit dem wandständigen ER mindestens zwei ER-Komplexe ausgebildet. Die bildliche Darstellung dieser Verhältnisse während der 2.meiotischen Teilung ist durch die verschiedenen Ebenen, in denen sich die beiden Kerne und die beiden Membrankomplexe befinden können, sehr erschwert. So zeigt allein Abb.38 eine Phase des Ablaufs: den Beginn der Metaphase II. Das wird dadurch erkennbar, daß an einem Kern die Ausbildung der Spindel durch die Polarisation der Centriolen eingeleitet wird. Die ER-

Konzentrationen scheinen nur im Randbereich angeschnitten worden zu sein. Dabei kann je ein Komplex einem Kern zugeordnet werden. Außerdem läßt die Abbildung die Vesikelbildung erkennen.
Das Verhalten der ER-Komplexe während der Phasen von Meiose II erscheint als eine Wiederholung der beschriebenen Vorgänge bei der 1.meiotischen Teilung der diploiden Basidienkerne.
Aus den Ausführungen wird der Vorteil der $KMnO_4$-Fixierung für die Rekonstruktion der Vorgänge deutlich. Das O-Bild des Komplexes erschwert durch sein unverändertes Vesikelbild die Identifikation seines Zustandes. Wie aus den Abbildungen 31, 32 und 35 ersichtlich, verläuft der Auf- und Abbau des Komplexes unter Berücksichtigung eines dominierenden Vesikelanteils in der gleichen Weise.

2.4. Der Spindelapparat

2.4.1. Die Methodik seiner Strukturerhaltung

Bei der Untersuchung des Centriols und Spindelapparates entstand die Schwierigkeit, daß diese Feinstrukturen nach Ga/O-Fixierung durch unzureichenden Kontrast kaum erkennbar wurden. Nachdem Versuche mit verschiedenen Schnittkontrastierungen zu keinem Erfolg führten, gelang es schließlich das Problem durch die gleichzeitige Anwendung von Glutaraldehyd und Osmium (GaO-Fixierung) bei $4^{o}C$ zu lösen. Die Bilder weisen in den erhaltenen Strukturen einen ausreichenden Kontrast auf und bilden die Grundlage der folgenden Ausführungen.
Bei Psalliota bispora ist der Versuch unternommen worden, die bei der Fixierung durch $KMnO_4$ herausgelösten Strukturen an Hand der leer gewordenen Räume an der Kernmembran als Orte eines Centriols zu identifizieren (THIELKE

1968b). Daher verfolgte diese Untersuchung auch das Ziel, die im GaO-fixierten Material sichtbaren Strukturen des Spindelapparates im $KMnO_4$-Bild nachzuweisen. Das wurde dadurch erreicht, daß nach einer Behandlung mit Glutaraldehyd und einer kurzfristigen Nachfixierung mit $KMnO_4$ (Ga/$KMnO_4$-Fixierung) das elektronenmikroskopische Bild den Vorzug der Übersichtlichkeit des $KMnO_4$-Bildes mit der gerade noch ausreichenden Erhaltung der Feinstrukturen des Spindelapparates vereinigte.

2.4.2. Das Centriol

Wie in Abschnitt 2.1. berichtet, wurden die ersten Anzeichen für die Anwesenheit eines Centriols während der meiotischen Prophase in Verbindung mit der Kernverlagerung beobachtet (Abb.13).
Im $KMnO_4$-fixierten Material der prämeiotischen Basidien von Coprinus radiatus sind Einbuchtungen der Kernmembran, die Rückschlüsse auf die Anwesenheit eines Centriols zuließen, nicht beobachtet worden. Auch im GaO-Bild wurden dafür keine Hinweise entdeckt. Man kann aber annehmen, daß ein derartiger Körper in einer anderen Form zu diesem Zeitpunkt existiert und sich dem Nachweis entzogen hat. Diese Vermutung stützt sich auf die starke Veränderlichkeit, die ein Kennzeichen des Centriols zu sein scheint.

Im GaO-fixierten Material wird das Centriol während der Kernverlagerung als stark kontrastierter Körper sichtbar (Abb.39). In Übereinstimmung mit dem $KMnO_4$-Bild (Abb.12) liegt der rundlich bis leicht ovale Körper in einer Einbuchtung der Kernmembran. Er hat einen Durchmesser von etwa 0.2 µ und ist von einem ribosomenfreien Raum umgeben, der gegen das Cytoplasma durch ER-Membranen und Vesikel abgeschirmt wird. Das Centriol selbst erscheint in dieser Phase ohne besondere Struktur als Anhäufung globulärer Partikel.

Zahlreiche Abbildungen sprechen für die Annahme, daß diesem Stadium während der DNS-Konzentration ein bipolarer Zustand folgt. An der Kernoberfläche läßt sich dann ein hantelförmiger Komplex nachweisen, dessen Pole über einen schmalen Steg miteinander verbunden sind (Abb.4o und 41). Die Doppelstruktur erreicht eine Länge von etwa o.6 - o.8 μ. Es fällt auf, daß in dieser Phase der ribosomenfreie Raum nicht so deutlich hervortritt. Die Annahme, daß es sich dabei um eine Teilungsform des Centriols handelt wird dadurch gestützt, daß die in der Meiose folgenden Bilder das Auseinanderweichen zweier Körper zeigen (Abb.42,43,46 und 47), deren Identität mit der Doppelstruktur außer Zweifel erscheint.
Während das Centriol bisher an allen möglichen Orten der Kernoberfläche aufgetreten ist, findet es sich in der jetzigen Phase regelmäßig an der Kernseite, die der Basidienspitze zugewandt ist.
Der im Basidienquerschnitt (Abb.43) noch sichtbare Rest der Verbindungsbrücke zwischen den beiden Centriolen ist im Längsschnitt (Abb.42) nicht mehr aufzufinden.
Die beiden Strukturen streben nun, wie die folgenden Abbildungen zeigen (Abb.42-47), an der Kernoberfläche auseinander.
Während dieser Polarisation zeigen die Körper im Medianschnitt (vergl.insbes.Abb.48) ein kontrastreiches Zentrum (Durchmesser o.15 - o.2 μ), das von einer kontrastschwächeren Zone schalenförmig umgeben wird (Gesamtdurchmesser o.5 μ). Aus dem Rand der äußeren Zone strahlen zahlreiche Mikrotubuli radial in das umgebende Cytoplasma. Wie aus Abb.47 erkennbar, fungieren dabei einige Mikrotubuli als Verbindungen zwischen den auseinanderweichenden Centriolen.
Übereinstimmend weisen die Abbildungen als Ziel dieser Centriolen-Polarisation die Orte der späteren Spindelpole

aus. Eine Möglichkeit diese Strukturen während dieser Phase auch im $KMnO_4$-Bild zu erkennen, versucht eine Gegenüberstellung zu verdeutlichen. In vergleichbaren Stadien zeigen dabei Abb.44 zur Orientierung die GaO-fixierte Struktur und Abb.45 die Darstellung nach der modifizierten $KMnO_4$-Methode. Im letzten Bild ist das Centriol erkennbar, nur wurden die Feinstrukturen der Mikrotubuli nicht mehr erhalten.
Nach der Rückbildung der Meiosespindel bleiben die Centriolen während der Interkinese nachweisbar. Wie aus dem $KMnO_4$-Bild (Abb.57 und 58) hervorgeht, liegen sie in einer Einbuchtung der Kernhülle und sind gegen das Cytoplasma durch ER-Fragmente teilweise abgeschirmt. Abbildungen der GaO-Fixierung ergänzen die Aussage dahingehend, daß sich die Strukturen dabei bis zu dem beobachteten Anfangsstadium,das sich durch einen besonders starken Kontrast auszeichnet, zurückbilden. Alle Beobachtungen sprechen dafür, daß die Centriolen während der 2.meiotischen Teilung die oben beschriebenen Phasen in der gleichen Weise durchlaufen. Nach der 2.meiotischen Teilung sind die zurückgebildeten Centriolen noch bis zur Verlagerung der vier Kerne in den Basidienbauch nachgewiesen worden.
Aus diesen Ausführungen fällt es nicht schwer die kinetische Rolle des Centriols zu erkennen. Während sie nach den Beobachtungen der Kernverlagerung noch eine reine Vermutung bleiben mußte, stellt sie sich nun auf Grund der räumlichen Orientierung des Centriols und seiner Verlagerung an die Kernseiten zur Bildung der Spindelpole deutlich heraus. Die anschließenden Ausführungen über den Aufbau des Spindelapparates werden diese Rolle noch unterstreichen.

2.4.3. Die Spindel

Sobald die beiden Centriolen an der Kernaußenseite die Orte der zukünftigen Spindelpole erreicht haben, wird die meiotische Metaphase mit der Fragmentierung der Kernhülle eingeleitet. Damit erhalten die Mikrotubuli die Möglichkeit in den Kernraum einzustrahlen.
In Verbindung mit der Kernstreckung kann man feststellen, daß sich die Centriolen bei der Ausbildung der Spindelpole stets an der Basidienwand lokalisieren. Dabei erfolgt die Orientierung der Spindel regelmäßig senkrecht zur Basidienlängsachse.
Ein Medianschnitt durch das als Spindelpol fungierende Centriol weist ein Zentrum aus, dessen Peripherie die Ausgangsbasis für die Mikrotubuli bildet (Abb.48). Zum Aufbau des Spindelapparates strahlt dabei der Hauptteil der Mikrotubuli in den Kernraum, ein kleiner Teil aber auch stets radial in das periphere Cytoplasma. Die Spindel erscheint überwiegend aus parallel gerichteten Mikrotubuli aufgebaut, deren Verteilung im Meioseraum ihr Querschnitt verdeutlicht (Abb.49). Die Mikrotubuli selber bestehen aus röhrenförmigen Strukturen mit einem Durchmesser von etwa 2o-3o mμ. Die Erhaltung ihres gradlinigen Aussehens bei der Fixierung spricht dafür, daß es sich um relativ starre Elemente handeln muß.
Das DNS-Material erscheint in den Abbildungen der GaO-Fixierung im Meioseraum in Form kontrastierter Flecken, an deren Rand Mikrotubuli zu enden scheinen (vergl.Abb. 53). Eine Übersicht über den gesamten Spindelapparat vermitteln die Abb.5o bis 54. In ihnen fällt die hohe Vesikelzahl in der Nähe der Spindelpole ins Auge. Gegen das Cytoplasma wird der Meioseraum durch fragmentierte ER-Zisternen, Reste der Kernhülle und Vesikel unvollkommen abgeschirmt. Das wird dadurch deutlich, daß insbesondere von der Polgegend her Ribosomen in den Spindel-

raum einzudringen scheinen (Abb.52 und 53). Der Vergleich zwischen einem Basidienquer- und -längsschnitt (Abb.52 und 53) läßt im Aufbau des Spindelapparates keine Unterschiede erkennen.
Die Schwierigkeiten der Schneidetechnik und die kurze Dauer der Meiosestadien haben es nicht erlaubt, die Rückbildung des Spindelapparates zu beobachten. Während der 2.meiotischen Teilung werden die Spindeln in der gleichen Weise ausgebildet. Auch diese Teilungen vollziehen sich am terminalen Ende der Basidie und laufen synchron ab. Dadurch ist es mit einem Querschnitt gelungen die beiden Spindelapparate in einer Bildebene zu erfassen (Abb.54).

2.4.3.1. Präparative Einflüsse auf die Strukturerhaltung

Die Abbildungen 5o und 51 erlauben einen Vergleich in der Strukturerhaltung zwischen der GaO- und der Ga/$KMnO_4$-Fixierung. Im $KMnO_4$-Bild können der Meioseraum, die Spindelpole und Reste der Mikrotubuli identifiziert werden. Zwischen beiden Fixierungen treten in den Abbildungen aber auch wesentliche Unterschiede hervor. Während im $KMnO_4$-Bild die ER-Elemente als Membranen vorherrschen, zeigt die GaO-Fixierung vorwiegend Vesikel. Diese Erfahrung aus Abschnitt 2.3.3.1. für den ER-Komplex läßt sich am Meiosebild noch erweitern. So erscheinen im $KMnO_4$-Bild die Spindelpole durch kurze ER-Zisternen halbschalenförmig umhüllt. Das steht im Gegensatz zum GaO-Bild, in dem an diesem Ort lediglich kleine Vesikel identifiziert werden können. Auch in der Begrenzung des Spindelraums ist eine unterschiedliche Wiedergabe zu verzeichnen. Während sie im $KMnO_4$-Bild als Kette aus ER-Zisternen erscheint, ist sie in der anderen Fixierung abschnittweise außerdem durch Vesikel gekennzeichnet. Wichtig erscheint die Übereinstimmung beider

Fixierungen in der Erhaltung der großen Vesikel an den Spindelpolen. Die hier aufgezeigten präparativen Abhängigkeiten werden in der Diskussion ausgewertet.

2.5. Die Restitution der Kernmembran

Der bildliche Nachweis für die Restitution der Kernhülle ist durch mehrere Faktoren erschwert. Dazu gehören der kurzfristige Ablauf dieses Prozesses, die Identifikation der Phase und die richtige Beurteilung der Schnittebene. So erschien bei der Auswertung des Arbeitsmaterials ein Vergleich zweier $kMnO_4$-Bilder die optimale Möglichkeit zu bieten. Dabei zeigt Abb.55 die Meiose mit dem Spindelapparat und Abb.56 eine spätere Phase, in der der Aufbau der Kernmembran vollendet wird. Dies wird darin erkennbar, daß sich erstens die ER-Komplexe in der Auflösung befinden und zweitens im Kernraum ER-Fragmente und Vesikel zu beobachten sind.
Die vergleichende Auswertung der Abbildungen läßt nun für die Phase der Kernmembran-Restitution folgende Aussagen zu: Zwischen dem ER-Komplex und dem sich restituierenden Kern besteht eine offene Verbindung in Form von ER-Membranen. Diese Beobachtung wird von weiteren Abbildungen unterstützt. Die Verbindungsbrücke scheint deutlich zu machen, daß als Folge der Tochterkernbildung in der Nähe der Spindelpole die Entfernung zwischen Kern und ER-Komplex sich vergrößert und eine Notwendigkeit für die Bildung einer strukturellen Beziehung besteht. Der Kontakt scheint erst dann abgebrochen zu werden, wenn die Kernmembran vollständig wiederhergestellt ist. Weiterhin fällt in der phasenmäßig späteren Abbildung die geringe Zahl großer Vesikel auf.
In Verbindung mit weiteren Abbildungen erscheint auch die Feststellung begründet, daß bei der Restitution der Kernmembran stets die den Spindelpolen entfernten Membranab-

schnitte die offenen Verbindungen zum ER-Komplex aufweisen. Daraus kann man schließen, daß der Wiederaufbau der Kernhülle in der Nähe der Centriolen seinen Anfang nimmt. Aussagen über die Rolle der Strukturen bei diesem Prozeß sind leider nicht möglich.
Alle diese Beobachtungen stützen die Annahme, daß der ER-Komplex bei der Restitution der Kernmembran eine Schlüsselstellung einnimmt, die unter Berücksichtigung des Vesikelbildes in einer Materialzulieferung gesehen werden kann.

3. Die postmeiotische Basidie

Das Kennzeichen der postmeiotischen Basidie bilden ihre vier Kerne, die nach der Verlagerung im Basidienbauch lokalisiert sind (Abb.59). Weiterhin enthält das Cytoplasma im $KMnO_4$-Bild als Meioserest ER-Strukturen in Form von Membranen und deren Fragmente. Diesem Stadium folgt unmittelbar die Ausbildung der Sterigmen und Sporen (Abb.6o). Dabei lassen sich in den jungen Sporen alle Bestandteile des Basidienplasmas mit Ausnahme der Kerne nachweisen. Die Frage der Kernverlagerung in die Sporen mußte offen bleiben, da mit der Verdickung und Inkrustierung der Sporenmembran während ihrer Reifung keine Ultramikrotom-Schnitte mehr gelangen.
In Verbindung mit der Sporenausbildung ist eine Vakuolisierung der Paraphysen und schließlich auch der Basidien zu beobachten. Mit der damit verbundenen Auflösung des Fruchtkörpers werden die schwarzen Sporen freigesetzt und die Voraussetzung für die Bildung haploider, geschlechtsverschiedener Hyelien geschaffen.

DISKUSSION

1. Zur Frage der ER-Elemente

1.1. Die Zisternenstapel

In der prä- und postmeiotischen Basidie treten regelmäßig einzelne ER-Zisternen in Erscheinung. Während der Kernverlagerung und DNS-Konzentration zur 1.meiotischen Teilung werden nun außerdem in der Nähe des Kerns gestapelte ER-Membranen sichtbar. Das zeitlich eng begrenzte Auftreten dieser Struktur macht deutlich, daß es sich dabei nicht um eine zufällige Gruppierung handeln kann.

Vergleichbare Zisternen-Konzentrationen wurden bei tierischen Objekten entdeckt und als "periodic lamellae" (REBHUN 1956) bzw. "annulate lamellae" (SWIFT 1956) bezeichnet. Die Übernahme dieser Termini für die bei Coprinus beobachtete Struktur erscheint aus zwei Gründen nicht möglich. Erstens werden die annulate lamellae seit den Beobachtungen von KESSEL (1963) als Vesikelprodukt der Kernmembran angesehen und zweitens zeigen ihre elektronenmikroskopischen Abbildungen eine Vielzahl von Poren. Daher wurde bei Coprinus radiatus die Bezeichnung "Zisternenstapel" gewählt. Sie basiert auf folgende Beobachtungen: Die Zisternen verlaufen parallel und in unmittelbarer Nähe der Kernmembran; sie zeigen im Querschnitt die gleiche Dimension wie Kernhülle und ER-Membran und lassen nur wenige Poren erkennen. An ihren Enden treten vesikulare Erweiterungen in Erscheinung.

Die Existenz der annulate lamellae ist bisher auf Oocyten- und Spermatiden-Kerne (KING und DEVINE 1958, MAHOWALD 1962, KESSEL 1965), sowie Tumorzellen (WESSEL und BERNHARD 1957, BINGGELI 1959) beschränkt und ihre Funk-

tion unklar geblieben. Eine mit dem Zisternenstapel vergleichbare Struktur wurde bei Psalliota bispora als perinukleäre Zisterne in Verbindung mit der Meiose beschrieben (THIELKE 1968a).
Die elektronenmikroskopischen Abbildungen von Coprinus lassen eine Kontinuität zwischen dem Zisternenstapel und der Kernhülle nicht erkennen. Es treten aber häufig Verbindungen mit ER-Zisternen auf, wie sie für die annulate lamellae der Spermatidenzelle von RUTHMANN (1958) beschrieben wurden.
Während der Ausbildung des ER-Komplexes scheinen die Zisternenstapel in Vesikel zu zerfallen und dabei dem wandständigen ER Material zuzuführen. Dafür spricht auch die Tatsache, daß sie am Beginn der 2.meiotischen Teilung nicht wieder in Erscheinung treten. In Verbindung mit dieser vermutlichen Rolle könnte die Struktur bei Coprinus radiatus als Differenzierung des ER angesehen werden.

1.2. Das wandständige ER

Während der meiotischen Prophase verläuft parallel neben dem Plasmalemma an der Innenseite die wandständige ER-Membran. Sie umhüllt als geschlossener Zylinder fast den gesamten Zellinhalt. Eine vergleichbare Struktur ist bisher aus anderen Zellen nicht bekannt geworden.
Mehrere Autoren haben bei Pilzen einen unterschiedlichen Durchmesser in der unkontrastierten Mittelschicht zwischen ER- und Cytoplasma-Membran ermittelt (SJÖSTRAND 1963, WELLS 1965, BRACKER 1967). Übereinstimmend stellten sie beim ER einen geringeren Durchmesser fest. GIRBARDT (1969) hat in einer vergleichenden Untersuchung verschiedener Pilzhyphen diesen Unterschied bei der Aufstellung von Membrantypen für Polystictus versicolor bestätigen können. Bei anderen Objekten war ihm diese Unterscheidung nicht möglich.

Die elektronenmikroskopischen Abbildungen von Coprinus radiatus zeigen im O-Bild, daß diese Mittelschicht bei der Cytoplasma-Membran nur etwa 1/3 bis 1/4 so dick ist, als beim EM. Es erscheint problematisch, die unkontrastierte Mittelschicht einer Membran als Merkmal zu benutzen. Geht man von der Annahme aus, daß sich die Kohlenwasserstoffketten der Membranlipide in "flüssigem" Zustand befinden (KAVANAU 1965, CHAPMAN und FLUCK 1966), so müssen sie auch besonders fixierungslabil sein. Außerdem haben LJUNGMANN und ZARNACK (1966) darauf hingewiesen, daß beim Fixieren in der unkontrastierten Mittelschicht eine ausgeprägte Proteindenaturierung stattfindet.
Die elektronenmikroskopische Darstellung der Cytoplasma-Membran weist aber noch eine andere Abhängigkeit von der Fixierung auf. Während nach CaO-Behandlung eine unregelmäßige wellenförmige Struktur sichtbar wird, zeigt diese nach der O-bichromat-Fixierung zahlreiche Invaginationen ins Cytoplasma.
Seit den ersten Untersuchungen mit Hilfe der Gefrierätztechnik ist deutlich geworden, daß Invaginationen zum Charakter der Cytoplasma-Membran gehören können. Sie wurden auf diesem Wege bei Saccharomyces nachgewiesen (MOOR und MÜHLETHALER 1963). Eine andere Untersuchung von Organismen verschiedener systematischer Stellung hat gezeigt, daß gerade Vertreter der Pilze, Penicillium und Schizosaccharomyces, derartige Invaginationen in vivo aufweisen (WEICKE 1968). Da den Invaginationen eine aktive Rolle beim Bläschentransport durch die Cytoplasma-Membran zukommt, erscheint es unmöglich hier die Artefaktfrage für Coprinus zu beantworten. Sicherlich kommt in den offenen Invaginationen der O-bichromat-Fixierung eine Neigung zu Veränderungen am Plasmalemma durch das Fixans zum Ausdruck.

1.3. Der ER-Komplex

In den Basidien von Coprinus radiatus bilden die ER-Membranen in ihrer agranulären (smooth surfaced) Modifikation eine typische Erscheinung. Daneben wurde in Verbindung mit der Meiose eine komplexe ER-Konzentration beobachtet. Es stellt sich nun die Frage, ob es sich bei dieser auffälligen Zisternen-Konzentration um ein Artefakt der elektronenmikroskopischen Präparationstechnik handelt. Dieses grundsätzliche Problem jeder elektronenmikroskopischen Beobachtung kann mit dem lichtmikroskopischen Nachweis nach Vitalfluorochromierung als gelöst betrachtet werden. Außerdem schließt der beschriebene Aufbau des Komplexes und seine mit der Meiose verbundene zeitliche und räumliche Bedingtheit eine präparationsabhängige Artefaktbildung weitgehend aus. Damit geht die Diskussion von der Realität einer ER-Konzentration in den meiotischen Basidien aus.
Eine weitere Unsicherheit wurde darin gesehen, daß der ER-Komplex eine art-, kultur- oder substratabhängige Erscheinung im Objekt sein könnte. Hier entstand Klarheit, als eine vergleichbare ER-Konzentration in den elektronenmikroskopischen Abbildungen der meiotischen Basidien von Coprinus atramentarius entdeckt werden konnte. Dieses Material stammt von einer Wildpopulation, die auf einer trockenen Rasenfläche wuchs. Darin liegt zugleich ein Hinweis, daß die ER-Konzentration als typische Erscheinung der meiotischen Basidien nicht auf Coprinus radiatus beschränkt ist.
Unter den elektronenmikroskopisch untersuchten Pflanzenzellen besitzen die ausdifferenzierten Siebröhren ein reduziertes ER-System (KOLLMANN 1964, FALK 1964, TAMULEVICH und EVERT 1966). Weitere Untersuchungen ergaben, daß im Verlauf der Entwicklung der Siebelemente in den Siebzellen von Metasequoia (KOLLMANN und SCHUMACHER 1961, 1962,1964) und in den Siebröhrengliedern von Pisum

(BOUCK und CRONSHAW 1965) eine starke ER-Vermehrung beobachtet werden kann. Diese auffällige Erscheinung bezeichneten BOUCK und CRONSHAW (1965) als Siebröhren-Reticulum (sieve tube reticulum). Auch aus den sog. Anschlußhyphen von Cuscuta (DÖRR 1967) sind ER-Konzentrationen bekannt geworden. Weiterhin wird als Folge von ER-Zisternen-Aggregaten in den Siebröhrenzellen von Ahorn (WOODING 1967), Dioscorea (BEHNKE 1968), Cucurbita (ESAU und CHEADLE 1965, ESAU und CRONSHAW 1968), Pinus (MURMANIS und EVERT 1966) und den Nektarien von Diplotaxis und Ficaria (EYME und LEBLANC 1963, EYME 1966,1967) über die Bildung von Gitterstrukturen berichtet, die an Prolamellarkörper erinnern. Da in den Phloemelementen eine Beziehung zur Stoffleitung unklar geblieben ist (ZIEGLER 1966), wird dieses hochstrukturierte ER, ähnlich den Prolamellarkörpern, als Speicherform von Lipoproteinen diskutiert (EYME 1967, BEHNKE 1968).

Weitere Beobachtungen komplexer ER-Zisternen, die durch ihren konzentrischen Lamellenaufbau einen Vergleich mit dem ER-Komplex von Coprinus radiatus ermöglichen, wurden von einigen Pilzen veröffentlicht. So ist vom Keimungsbeginn in den Ascosporen von Neurospora tetrasperma ein kurzfristig auftretender, konzentrischer Membrankomplex bekannt geworden (LOWRY und SUSSMAN 1968), dessen Außenmembran mit ER-Zisternen in Verbindung steht. Seine Abbildung nach $KMnO_4$-Fixierung stimmt auffallend mit dem ER-Komplex von Coprinus radiatus überein. Er soll in der Phase der aktiven ER-Synthese in Erscheinung treten.

Die zweite elektronenmikroskopische Abbildung eines ER-Komplexes bei Pilzen stammt aus den somatischen Zellen von Sporobolomyces roseus (PRUSSO und WELLS 1957). Ähnliche ER-Aggregate sollen nach BURNETT (1968) auch bei Neurospora und Schizophyllum beobachtet worden sein.

Eine große Ähnlichkeit mit dem Coprinus-Komplex weist auch eine ER-Konzentration in den Hyphen von Armillaria mellea auf (BERLINER und DUFF 1965). Von ihr ist lediglich bekannt, daß sie mit ER-Zisternen der Zelle in Verbindung steht.
Diese drei in der Pilzliteratur veröffentlichten ER-Aggregate werden noch durch ein Beispiel aus den Hyphen von Lenzites saepiaria ergänzt (HYDE und WALKINSHAW 1966), bei dem es sich aber um ein Plasmalemma-Artefakt zu handeln scheint. Weitere bei Actinomyces beobachtete Membrankomplexe (OVERMAN und PINE 1963) können den Mesosomen der Bakterien zugeordnet werden. Dabei handelt es sich um tubuläre und konzentrische Komplexe (BRADLEY und RITZI 1968), die in Kontakt mit der Kernregion stehen und durch ihren Gehalt an Bestandteilen der Atmungskette als Mitochondrien-Äquivalente der Bakterien angesehen werden (DREWS und GIESBRECHT 1966). Außerdem wird ihre Beteiligung an der Zellwandsynthese diskutiert (RYTER und LANDMAN 1964).
In den meiotischen Basidien von Psalliota bispora wurde eine auffällige Häufung von ER-Zisternen beobachtet. Dabei handelt es sich um gestapelte ER-Membranen, die mit dem übrigen ER in Verbindung stehen können und ihre größte Ausdehnung in der frühen Telophase erfahren (THIELKE 1968a,b). Die im Meioseverlauf auftretenden räumlichen Beziehungen zur Kernmembran führten zu der Vermutung, daß diese Membransysteme mit der Reorganisation der Kernhülle in Beziehung stehen.
Der Literaturüberblick macht deutlich, daß komplexe Membran-Aggregate, deren Herkunft vom ER unumstritten ist, bei höheren Pflanzen als Siebröhren-Reticulum und in Nektarien bekannt geworden sind. Dabei scheint die Differenzierung dieser Strukturen der Ablagerung von Lipoproteinen zu dienen. Die bei Pilzen beobachteten

ER-Konzentrationen lassen nur in zwei Fällen eine Beziehung zur Zelle erkennen. So könnte der konzentrische ER-Komplex im Keimmycel von Neurospora mit der Kernteilung in Verbindung stehen und die gestapelten ER-Zisternen in den meiotischen Basidien von Psalliota der Restitution der Kernhülle dienen. Vor allem der letztere Nachweis führt nach einem Vergleich mit den Verhältnissen bei Coprinus radiatus zu dem Gedanken, die ER-Konzentrationen auf Grund ihres zeitlich begrenzten Auftretens in Verbindung mit der Kernteilung zu diskutieren. Dazu erscheint eine Untersuchung über die Beziehung des ER zum Kern und zur Kernteilung notwendig.

Uber eine Kontinuität zwischen dem ER und der Kernhülle liegen auch von pilzlichen Objekten mehrere Beobachtungen vor (MOORE und McALEAR 1963, MOOR und MÜHLETHALER 1963, PEYTON und BOWEN 1963, WELLS 1964a,1965, BRACKER 1966). In Übereinstimmung mit der Kompartiment-Theorie (SCHNEPF 1964), wonach immer gleiche Phasen in der Zelle kommunizieren können, tritt dabei die ER-Zisterne mit dem perinukleären Spaltraum in Verbindung. Die Autoren WATSON (1955), WHALEY und Mitarbeiter (1959) und MOSES (1960) kamen daher zu dem Schluß, daß die doppelte Kernmembran ein modifizierter Teil des ER sei. In diesem Zusammenhang ist es bemerkenswert, daß die Kerne vielkerniger Sporangien (CHAMBERS und WILLOUGHBY 1964, BRACKER 1966) und der Hyphen (BUTLER und BRACKER 1967) häufiger Verbindungen mit ER-Zisternen aufweisen. Das könnte ein Hinweis dafür sein, daß die Hüllmembranen bei der Kernteilung nicht vollständig voneinander getrennt werden und auf diese Weise Zisternenreste als ER-Verbindungen in Erscheinung treten.

Die Aufmerksamkeit gilt nun dem Verhalten des ER während der Mitose. Die Ergebnisse der elektronenmikroskopischen Untersuchungen an tierischen Zellen (PORTER 1955, MOSES 1960, ROBBINS und GONATAS 1964, u.a.) und pflanzlichen

Zellen (PORTER 1957, PORTER und CAULFIELD 1960, PORTER und MACHADO 1960) weisen eine deutliche Übereinstimmung auf. Darin kann ein Beweis dafür gesehen werden, daß sich die Ähnlichkeit der Kernhüllen über ihre Morphologie hinaus auch auf die Genese erstreckt.
Am Beginn der Prophase zeichnet sich das ER in den Veröffentlichungen durch ein zusammenhängendes System von Membranen und Vesikeln aus, das in der Nähe des Teilungskerns lokalisiert ist. Leider lassen die Arbeiten Aussagen über eine Vermehrung des ER vor Beginn der Mitose vermissen. Sie scheint aber z.B. in den pflanzlichen Zellen dort stattgefunden zu haben, wo in den elektronenmikroskopischen Abbildungen der frühen Prophase eine größere Menge von ER-Zisternen allein in unmittelbarer Nähe des Kerns erkennbar ist (PORTER 1957, PORTER und MACHADO 1960). Diese Folgerung lassen auch die Abbildungen der Schnallenbildung bei Polystictus versicolor zu (GIRBARDT 1968,1969). Wie bei Coprinus radiatus erscheint dort nach $KMnO_4$-Fixierung ein Bezirk von der halben Kerngröße, der überwiegend aus ER-Zisternen besteht.
Mit Beginn der Metaphase berichten die Veröffentlichungen übereinstimmend über eine Fragmentierung der ER-Zisternen in Vesikel. Nach ROTH u.a.(1966) wurde diese Veränderung bei tierischen Zellen an den polaren Regionen der Spindelzone beobachtet. Außerdem erscheinen die Pole von perforierten ER-Kappen umgeben, die zu diesem Zeitpunkt ebenfalls in Vesikel zerfallen. Für Coprinus radiatus konnte eine auffällige Lokalisation von ER-Membranen an den Polzonen nicht beobachtet werden. Bei diesem Objekt erscheint die Konzentration von ER an den Seiten der Spindel dadurch bedingt, daß ihre Pole in der Basidienspitze fast wandständig sind. Weiter berichten die Autoren, daß die Kernhülle in ER-ähnliche glatte Membranen und Vesikel zerfällt. In Übereinstimmung mit den $KMnO_4$-Bildern der

Coprinus-Meiose läßt sich feststellen, daß die Kernhülle und die kernnahen ER-Zisternen zum gleichen Zeitpunkt fragmentieren. In Verbindung mit der weitgehenden Identität beider Zellelemente kann man einen gemeinsamen cytochemischen Vorgang vermuten, der die Umstrukturierung der Membranen in Vesikel bewirkt.
Die auf diese Weise im Randbereich der Spindelzone gebildeten Vesikel machen für die weitere Beobachtung ein bisher ungelöstes Problem deutlich. Wenn die Autoren übereinstimmend berichten, daß die Kernhülle während der Telophase aus diesen vesikulären Elementen restituiert wird (für pflanzliche Zellen: PORTER 1957, PORTER und CAULFIELD 1960, PORTER und MACHADO 1960; für tierische Zellen: AMANO und TANAKA 1957, GROSS 1958, MERRIAM 1959, YASUZUMI 1959, BARER u.a.1960, MOSES 1960, ROBBINS und GONATAS 1964), so erscheint es unmöglich die Aussage dahin zu präzisieren, daß die Kernmembran entweder aus den vesikulären Elementen des ER, den Vesikeln der fragmentierten Kernhülle oder aus beiden Quellen gemeinsam aufgebaut wird. Nur BAJER und MOLE-BAJER (1969) konnten bisher im Endospermgewebe von Haemanthus kinematografisch nachweisen, daß Fragmente der alten Kernmembran an der Restitution der neuen Hüllen beteiligt sind. Die entscheidende Lösung dieses Problems kann nur aus einer cytochemischen Markierung erwartet werden.
Die Restitution der Kernhüllen während der späten Anaphase und Telophase erscheint als Umkehrung der Fragmentierung. Zuerst dringen die Vesikel von den Polen her in den Spindelraum ein und fusionieren an der Oberfläche der Chromosomen (HARRIS 1961, STEVENS 1965, FELDHERR 1966). Die so entstandenen ER-ähnlichen Zisternen vereinigen sich dann zur Kernhülle, der anfangs noch die Poren fehlen (PORTER und MACHADO 1960). Die im Kern verbliebenen Membranfragmente lösen sich nach kurzer Zeit auf (MOSES 1960).

Die in Verbindung mit der Kernteilung beschriebenen ER-Konzentrationen erreichen nicht den Umfang des Coprinus-Komplexes. Die Ausnahme bildet die Membrankonzentration bei der Schnallenbildung von Polystictus (GIRBARDT 1968, 1969). Sie wurde aber nicht in Verbindung mit der Kernteilung beschrieben. Einen vergleichbar großen ER-Komplex stellt das Siebröhren-Reticulum dar. Geht man davon aus, daß der Umfang der ER-Konzentration in einem Verhältnis zu seiner Leistungsfähigkeit steht, so folgt, daß im Fall des Siebröhren-Reticulums Material für eine umfangreichen Zellwandbildung zur Verfügung gestellt wird. Für das Membranreservoir im ER-Komplex von Coprinus radiatus erscheint die Leistung bei der Restitution der Kernmembran im Vergleich mit anderen Objekten nicht viel größer. Dafür spricht auch die Beobachtung, daß Reste des Membrankomplexes nach dem Teilungsablauf übrig bleiben. Vielmehr erscheint hier der Leistungsaufwand in einen kurzen Zeitraum gedrängt zu erfolgen. Wenn jede meiotische Teilung nach den lichtmikroskopischen Beobachtungen 1o-15 Minuten dauert (Gesamtzeit der Meiose 3o-4o Minuten) und für den Ablauf der Mitose im Wurzelmeristem von Vicia 175-185 Minuten (BROWN 1951, EVANS und SAVAGE 1959), im Endospermgewebe von Iris und Pea 15o-18o Minuten (BAJER und MOLE-BAJER 1954) und bei Micrasterias 9o-14o Minuten (WARIS 195o) angegeben werden, so kann darin eine Bestätigung gesehen werden. Die vergleichsweise geringe ER-Konzentration bei der Meiose von Psalliota erklärt sich dann als Folge einer viel langsameren Differenzierung der Basidie (THIELKE 1968b).
Auch der scheinbar regelmäßig organisierte Aufbau des Coprinus-ER-Komplexes findet unter den bekannten Membrankonzentrationen der Mitose kein Äquivalent. Nur die bei drei Pilzobjekten beschriebenen ER-Aggregate ähneln durch ihren konzentrischen Membranaufbau dem in dieser Arbeit untersuchten Komplex.

Größe und Aufbau der ER-Konzentration legen den Gedanken nahe, daß bei Coprinus in Verbindung mit einer kurzfristigen Basidienentwicklung und dadurch bedingten schnellen Meioseablaufs eine besondere Differenzierungsform des ER ausgebildet worden ist. Wenn dieser Komplex als höher entwickeltes Instrument der Differenzierung angesehen wird, dann muß er im Vergleich zu anderen Objekten Besonderheiten bei der Restitution der Kernmembran aufweisen.

Das kommt zum Beispiel in der Vesikelbildung zum Ausdruck. Die in Verbindung mit der Mitose beschriebenen ER-Konzentrationen lassen einen Aufbau erkennen, der lediglich aus einfach geschichteten Zisternen besteht und einem ungeordneten Vesikelzerfall zu unterliegen scheint. Die Beobachtungen am Coprinus-ER-Komplex haben zu der Hypothese von der Genese eines organisierten Aufbaus geführt. Außerdem wurde gezeigt, daß die ER-Vesikel im Innern des Komplexes anfangs an bestimmten Stellen gebildet werden, während die äußeren Hüllmembranen als Zisternen segmentweise erhalten bleiben. Die beobachtete geordnete Fragmentierung und Auswanderung der Vesikel erscheint als Bestätigung, daß hier eine höhere Differenzierungsform vorliegt. Die Prolamellarkörper-ähnlichen Strukturen des Siebröhren-Reticulums beweisen, daß das ER zu derartigen Ausbildungen fähig ist.

Nach den oben aufgeführten Beobachtungen wandern Vesikel von den Polen her in den Spindelraum ein und fusionieren an der Oberfläche der Chromosomen. Das hat zu der Hypothese geführt, wonach diese Vesikel einen Tranfer genetischer Informationen vom Kern zum Cytosom und umgekehrt durchführen würden (KAUFMANN und GAY 1958). PORTER (1961) hat aber darauf hingewiesen, daß bei der Restitution der Kernhülle ER-Fragmente übrig bleiben. Auch geben die bisherigen Informationen keinen Hinweis auf eine geordnete Verteilung der Vesikel auf die Tochterkerne.

Die Verhältnisse bei Coprinus radiatus stützen die Zweifel an der Transfer-Hypothese. Hier scheint die Restitution von Teilen der Kernmembran unabhängig von der Oberfläche des DNS-Materials zu erfolgen. Auch der weitgehend Vesikel-freie Spindelraum ist ein Hinweis dafür, daß die Rückbildung an den Orten der zukünftigen Kernhüllen stattfindet. Geht man aber von der Annahme aus, daß der Kontakt zwischen den Chromosomen und Vesikeln einer Syntheseleistung im Sinne von ITO (1961) dient, dann könnte diese bei Coprinus vielleicht vom Komplex selber durchgeführt werden.

Zwischen Membran-Konzentration und Spindelraum wird bei Coprinus radiatus ein Verhältnis sichtbar, das in ähnlicher Form nur für die transitorischen Membransysteme in den meiotischen Basidien von Psalliota als räumliche Beziehung zur sich restituierenden Kernmembran beschrieben wurde (THIELKE 1968a).

Die Abbildung 56 aus der Phase der Kernmembran-Restitution bei Coprinus läßt erkennen, daß der Abstand zwischen dem Komplex und den sich bildenen Tochterkernen durch ER-Membranen überbrückt wird. Es hat den Anschein, als ob dieser Membran-begrenzte Korridor für die Vesikel einen Weg zwischen Komplex und Kernraum offen hält. Diese bei Coprinus beobachteten Verbindungen wurden in einer früheren Veröffentlichung als Schleifen bezeichnet (THIELKE 1968a).

Die Restitution der Kernhülle aus Vesikeln und Membranfragmenten erscheint in den aufgeführten Arbeiten als zwangsläufige Folgerung aus einer Reihe von Beobachtungen während des Kernteilungsablaufs. Auch für Coprinus kann keine elektronenmikroskopische Abbildung vorgelegt werden, die den strukturellen Zusammenbau der Kernhülle aus einzelnen Vesikeln oder Zisternen belegen könnte. Die größte Schwierigkeit für die Darstellung liegt in der sehr kurzen Dauer dieser Phase.

Da alle genannten Berichte in der Beobachtung von Vesikeln und Membranfragmenten an der Grenze der Kernteilungszone und der begründeten Folgerung einer Restitution der Kernhülle aus diesem Material übereinstimmen, scheint die von BERNHARD (1958) aufgestellte These einer de-novo-Synthese der Kernmembran widerlegt.
Nach der Restitution macht die Kernhülle noch weitere strukturelle Veränderungen durch. Neben der Ausbildung von Kernporen wurde festgestellt, daß der postmitotische Kern größere Partikel aufnehmen kann als der Interphasekern (FELDHERR 1966).
Für die Beurteilung der Differenzierungen und Veränderungen des ER erscheint es wichtig, die Versuchsergebnisse über sein Aussehen nach den Fixierungen zu berücksichtigen. Während das ER nach der $KMnO_4$-Fixierung als gleichmäßige Doppelmembran abgebildet wird, zeigt es nach O-haltigen Fixierungen regelmäßige Erweiterungen seiner Binnenräume. Die auffallende Fragmentierung im ER-Komplex des O-Bildes könnte eine Folge dieses Aufquellens der intrazisternalen Phase sein.
Es gilt festzuhalten, daß ein derartiges "Aufquellen" nicht durch die angewandte H^+-Ionenkonzentration des Fixans hervorgerufen wird, wie sie KLIMA (1960) bei Planaria beschrieben hat. Diese Erscheinung wurde bei Coprinus nach O-Fixierungen im pH-Bereich zwischen 6.1 - 8.0 beobachtet.
Ein Vergleich der Fixierungsergebnisse erlaubt folgende Aussagen: Während das "Aufquellen" des ER als grundsätzliche Folge O-haltiger Fixierungen angesehen werden muß, erscheint seine Vesikulierung durch die Labilität der Struktur gefördert. $KMnO_4$- und O-Bild des ER-Komplexes stimmen darin überein, daß beide im Innern der Membrankonzentration den Vesikelzerfall demonstrieren. Darüber hinaus zeigt aber das O-Bild eine Vesikulierung im größten Teil des Komplexes. Das es sich dabei nicht um einen

generellen Vesikelzerfall durch das Fixans handeln kann, wird durch die Erhaltung der Kernmembran, der Hüllmembran des Komplexes und einzelner ER-Membranen deutlich. Daraus kann man schließen, daß Osmium die ER-Membranen nur an den Stellen zum Vesikelzerfall bringt, wo für die funktionelle Vesikelbildung eine bestimmte Labilität erwartet werden kann. Die Bereitschaft des ER-Komplexes zur Umstrukturierung erscheint aus den $KMnO_4$-Abbildungen bewiesen.

Eine Bestätigung für diese These wird auch darin gesehen, daß Strukturänderungen in der Basidienzelle in erster Linie an den ER-Membranen beobachtet wurden. Ihre außerordentlich dynamische Natur haben Filmaufnahmen bei Polystictus eindrucksvoll bewiesen (GIRBARDT 1964), wo das ER in kurzer Zeit auf-, um- und abgebaut wurde. Weiterhin hat GIRBARDT (1961b,c,1962b) in den Hyphen von Polystictus im basalen Bereich der Schnalle eine Hydrationserhöhung nachgewiesen, die mit Veränderungen am ER in Beziehung gebracht wird. So wurden an den Membranen lokale Anschwellungen beobachtet, die als Vorstufen fragmentierter Formen angesehen werden. Unter dem gleichen Aspekt wird auch die Dilatation des Siebröhren-Reticulums von Metasequoia als Folgeerscheinung von Veränderungen der Hydratationsverhältnisse im Cytoplasma angesehen (KOLLMANN und SCHUMACHER 1961,1962,1964).

Die beschriebenen Veränderungen im Wasserhaushalt lassen sich leicht mit dem Spitzenwachstum und der Ausbildung von Phloemelementen in Verbindung bringen. Vergleichbare Hinweise werden in den Coprinus-Basidien nicht erkennbar. Selbst wenn die Auflösung der Kernhülle eine Hydratationsänderung verursachen sollte, kann diese den Prozeß der Fragmentierung selbst nicht erklären. Außerdem zeigt der ER-Komplex zu diesem Zeitpunkt in seinem Innern schon die ersten Vesikel.

Eine andere Erklärung haben Beobachtungen an tierischen Zellen gefunden, in denen das agranuläre ER in der Differenzierung eines ausgedehnten Netzwerks auftritt (ITO 1961, CHRISTENSEN und FAWCETT 1961, ENDERS 1962). In diesen Arbeiten wird übereinstimmend auf die erhöhte Labilität dieser tubulären ER-Strukturen hingewiesen und ihr Zerfall in Vesikel als Präparationseffekt gedeutet. Nach ITO (1961) soll das tubuläre System stets das energiereichere sein und jede Störung des Energiegleichgewichts eine Fragmentierung und Vesikelbildung fördern. So gesehen soll eine artefiziell bedingte Veränderung stets in Richtung kleinerer fragmentierter Einheiten verlaufen und niemals z.B. größere Zisternen als Artefakte aus isolierten Vesikeln entstehen. Diese These scheint allgemein einleuchtend, obgleich sie natürlich nicht besagt, daß unter normalen Bedingungen innerhalb der Zelle funktionsbedingte Vorgänge am ER auftreten, wie sie für Coprinus radiatus diskutiert werden.
Die Beobachtung, daß nach lokalen Anschwellungen Membranen in Vesikel zerfallen, erinnert an die Randbereiche einzelner Dictyosomen-Zisternen. Damit wird die Frage aufgeworfen, ob der Coprinus-ER-Komplex nicht als Golgi-Apparat gedeutet werden kann. So hat LU (1966a) eine wohl nach O-Fixierung erhaltene Struktur in den meiotischen Basidien von Coprinus lagopus (radiatus), die parallele Zisternen und ein Vesikelfeld aufwies, als Entdeckung eines Golgi-Apparates deklariert. Dabei handelt es sich mit großer Wahrscheinlichkeit um den gleichen hier diskutierten ER-Komplex. Weiterhin sieht das $KMnO_4$-Bild des Coprinus-Komplexes bei beginnender Vesikelbildung (vergl.Abb.26 und 27) einem aus mehreren Dictyosomen gebildeten Aggregat ähnlich, das MOORE (1963) für den Basidiomyceten Puccinia podophylli beschrieben hat.

Echte Dictyosomen sind bei höheren Pilzen bisher nur in wenigen Fällen bekannt geworden (MOORE 1963, MOORE und McALEAR 1963, ROSKIN u.a.1963). Die zahlreichen Beobachtungen bei den biflagellaten Phycomyceten (HAWKER und ABBOTT 1963, HAWKER 1963, PEYTON und BOWEN 1963, GOLDSTEIN u.a.1964, CHAPMAN und VUJICIC 1965, EHRLICH und EHRLICH 1966, GAY und GREENWOOD 1966, SHATLA u.a. 1966, GROVE 1967,1968) werden mit der Cellulose in den Zellwänden dieser Organismen in Verbindung gebracht (MOORE 1963,1965b). Dagegen scheinen morphologisch charakteristische Einzelzisternen mit Golgi-ähnlicher Aktivität in Pilzhyphen allgemein (GIRBARDT 1969).

In den tierischen und pflanzlichen Zellen zeigt sich der Golgi-Apparat als Membransystem von morphologischer Einheitlichkeit. Die von MOORE (1963) formulierten Kennzeichen als eines Stapels flacher, ribosomenfreier Zisternen in Kernnähe, die am Rand Vesikel abgeben, treffen auch für den Coprinus-Membrankomplex zu. In diesem Zusammenhang ist es leichter Gemeinsamkeiten zwischen beiden Systemen aufzuzählen, als Unterschiede herauszustellen.
Wenn der Coprinus-Komplex den Stufen der hypothetischen Genese, der Aufschichtung, Aufwicklung und Vesikelbildung folgt, dann besteht er allein aus ER-Material. Für den Aufbau des Golgi-Apparates wird dagegen die Fragmentierung eines Dictyosoms und anschließende Resynthese neuer Zisternen angenommen (MOLLENHAUER 1965). Trotz ihrer morphologischen Ähnlichkeit wurden Kontinuitäten zwischen ER- und Golgi-Zisternen nur sehr selten beobachtet (WHALEY u.a.1964, CARO und PALADE 1964).
In der Literatur erscheint der Golgi-Apparat als morphologisch starre Struktur, die in der Zelle Aufgaben der Sekretion durchführt. Den glatten Membranen des ER und ihren vielseitigen Differenzierungen werden in erster

Linie Stoffübertragungsfunktionen zugeschrieben. Die Trennung der Funktionsbereiche wird dort unklar, wo beide Systeme gleiche Aufgaben zu erfüllen scheinen. So wird der Phragmoblast aus Vesikeln des Golgi-Apparates aufgebaut (WHALEY und MOLLENHAUER 1963, FREY-WYSSLING u.a.1964). Nach Beobachtungen an Zwiebelwurzel-Zellen bildet dort das ER die Zellplatte (PORTER und MACHADO 1960). Besonders interessant erscheint in diesem Zusammenhang die Beobachtung von Chlorella vulgaris, wo der Phragmoblast aus Golgi-Vesikeln entsteht. In einem Versuchsstamm dieser Chlorella-Art bleibt der Golgi-Apparat unterentwickelt und dort wird seine Funktion vom ER übernommen (WANKA 1968). In Übereinstimmung dazu stehen auch Ergebnisse, wonach markierte ^{3}H-Glukose in meristematischen Wurzelspitzenzellen viel eher im ER und der Zellplatte auftaucht, als im Golgi-Apparat.

Die Tatsache, daß in den höheren Pilzen Golgi-Apparate erstens selten beobachtet wurden, zweitens in sehr einfachen Formen vorkommen und drittens scheinbar nur temporären Charakter haben (GIRBARDT 1969), unterstreicht die besondere Stellung des ER-Systems in diesen Organismen.

Die Beispiele zeigen, daß beide Systeme, die Golgi- wie die ER-Zisternen, der Zelle als Material-Lieferanten dienen können. Nach dieser Gemeinsamkeit kann es nicht verwundern, wenn der Coprinus-ER-Komplex als Membranreservoir bestimmte Züge eines Dictyosomen-Aggregats aufweist, die in der Vesikelbildung zum Ausdruck kommen. Das wird aber nicht als ausreichend erachtet, um ein aus ER-Membranen differenziertes System als Golgi-Apparat zu identifizieren. Eine endgültige Klärung kann nur aus cytotopochemischen Nachweisen erwartet werden.

Der ER-Komplex in den Basidien von Coprinus radiatus erscheint als eine spezielle Differenzierung des ER, für die der Begriff "endoplasmatisches Reticulum" nicht mehr ausreichend erscheint. Da vergleichbare Differenzierungen als "Siebröhren-Reticulum", "Periplastidäres Reticulum" (FALK und KLEINIG 1968) und "Sarcoplasmatisches Reticulum" (FAWCETT und REVEL 1961) bezeichnet werden, würde sich hier der Begriff "Kernteilungs-Reticulum" anbieten. Dieser vorgeschlagene Terminus umfaßt alle temporären Konzentrationen endoplasmatischer Elemente in unmittelbarer Nähe des Kernteilungsraums, die sich durch Vesikelbildung auszeichnen und deren Verhalten die Folgerung zuläßt, daß sie als Membranreservoir an der Restitution der Kernhülle beteiligt sind. Dieser Begriff könnte auch auf die Abbildungen von der Schnallenbildung bei Polystictus angewendet werden. Dort öffnet sich der Mitosekern an den einander gegenüberliegenden Polen, wo gleichzeitig der Vesikelzerfall einer ER-Konzentration stattfindet (GIRBARDT 1968).

2. Zum Ablauf der Meiose

2.1. Die Kernteilung bei den Pilzen

Wie bei allen Eukaryonten sind die Kerne der Pilze von einer Doppelmembran umgeben (HAWKER 1965, ROBINOW und BAKERSPIGEL 1965). Diese generelle Aussage auf Grund elektronenmikroskopischer Untersuchungen korrigiert lichtmikroskopische Berichte, wonach den Pilzkernen eine Hülle fehlen soll (nach GIESY und DAY (1965) für Coprinus lagopus (radiatus)).
Auch Kernporen sind bei den Pilzen allgemein beobachtet worden (MOOR und MÜHLETHALER 1963, PEYTON und BOWEN 1963, WELLS 1964a, FULLER 1966, MOOR 1966, FULLER und REICHLE 1967, CARROLL 1969, u.a.). Sie durchbrechen die Kernhülle entweder in Gruppen (WELLS 1964a) oder wie bei Coprinus radiatus unregelmäßig verteilt. Nur bei einigen Zoosporen erscheinen sie auf die Region der Kernkappe konzentriert (CANTINO u.a.1963, FULLER 1966, FULLER und REICHLE 1967). Nach FAWCETT (1966) stellen die Kernporen potentielle Austauschwege zwischen Kern- und Cytoplasma dar.
Bei Coprinus radiatus wurde nach GaO-Fixierung festgestellt, daß die Kernhülle aus einer Folge stark und schwach kontrastierter Doppelmembranabschnitte besteht. Während der perinukleäre Raum an den stark kontrastierten Stellen einen geringen Durchmesser aufweist, ist er an den hellen Stellen stets unregelmäßig erweitert.
Ein Vergleich mit den stark aufgelösten elektronenmikroskopischen Abbildungen der Amöben-Kernhülle (FELDHERR und HARDING 1964) macht deutlich, daß es sich bei den stark kontrastierten Stellen um Anschnitte von Porenrandbezirken handelt. In der genannten Veröffentlichung wird diese Folgerung noch dadurch unterstrichen, daß ins Cytoplasma injezierte kolloidale Goldpartikel nicht in den Kern eindringen können und sich vor diesen Kernmembran-

abschnitten ansammeln. Auch bei Tradescantia-Pollenkernen wird dieses Erscheinungsbild der Kernhülle als Folge der Ga/O-Fixierung angesehen (MEPHAM und LANE 1969). Tangentialschnitte erlauben den Autoren die Feststellung, daß der Annulus der Kernporen eine Anzahl von Ribosomen enthält und so als Ort der Polyribosomen-Synthese erscheint. Die Anwesenheit von ribosomalem Material in den Annuli des Kerns ist bei vielen Objekten bekannt geworden (MARKHAM u.a.1963, GALL 1965,1967, FRANKE 1966,1967, KESSEL 1966). Auch die Berichte über verstopfte Poren bei den Kernen mehrerer Pilze nach Ga/O-Fixierung (FAWCETT 1966, ROBINOW und MARAK 1966, WESTERGAARD und WETTSTEIN 1966) können auf diese Weise erklärt werden. Diese Beobachtung bietet außerdem eine Erklärung dafür, daß diese Kernmembranabschnitte allein nach der Ribosomenerhaltenden und -kontrastierenden GaO-Fixierung hervortreten und ein Unterscheidungsmerkmal gegenüber dem ER darstellen. Abschließend läßt sich sagen, daß die Darstellung der Kernhülle und ihrer Poren bei Coprinus radiatus mit der anderer Pilze übereinstimmt.
Die Kernteilung der höheren Pflanzen ist durch die Auflösung der Kernmembran während der Prophase sowie durch das Fehlen von Centriolen gekennzeichnet (ALLEN und BOWEN 1966, PICKETT-HEAPS und NORTHCOTE 1966a,b, HEPLER und NEWCOMB 1967, BAJER und MOLE-BAJER 1969). Die lichtmikroskopische Interpretation des Tonoplasten als Kernmembran hat in einigen Fällen dazu geführt, daß für die Mitose pflanzlicher Zellen eine Auflösung der Kernhülle nicht beschrieben wurde (WADA 1966). Dieser Hinweis unterstreicht den Wert elektronenmikroskopischer Untersuchungen. Aus diesem Grunde werden in der folgenden Ultrastruktur-Untersuchung der Pilzkernteilung derartige Veröffentlichungen bevorzugt herangezogen.

Die Kernteilung der Pilze erscheint in den zusammenfassenden Referaten (HAWKER 1965, MOORE 1965, ROBINOW und BAKERSPIGEL 1965, BRACKER 1967) als intranuleärer Vorgang, bei dem Centriolen häufig eine Rolle spielen. Dabei gilt der Begriff "intranukleäre Mitose" allgemein für eine Kernteilung, bei der die Kernmembran nicht fragmentiert. MOORE (1964,1965) hat diesen Vorgang bei Pilzen als "Karyochorisis" bezeichnet. Die beiden Tochterkerne werden bei persistierender Kernmembran durch eine Invagination derselben abgeschnürt. Der umgekehrte Vorgang während der Fusion zweier Kerne ist in den Basidien von Schizophyllum (WELLS 1965) und Hefezellen (CONTI und BROCK 1965) unter Verschmelzung der Kernhüllen beobachtet worden.
Die intranukleäre Kernteilung ist bei allen bisher elektronenmikroskopisch untersuchten Phycomyceten nachgewiesen worden:
Albugo candida (BERLIN und BOWEN 1964,1965),
Rhizidiomyces apophysatus (FULLER und REICHLE 1965),
Pythium ultimum (GROVE 1967),
Blastocladiella emersonii (LESSIE und LOVETT 1968),
Catenaria anguillulae (ICHIDA und FULLER 1968).

Der gleiche Teilungsmodus konnte auch für alle elektronenmikroskopisch untersuchten Ascomyceten bestätigt werden:
Cordyceps militaris (MOORE 1964),
Saccharomyces sp. (MOOR 1966, ROBINOW und MARAK 1966),
Pustularia cupularis (SCHRANTZ 1966).

Die allgemeine Vorstellung, daß bei den Pilzen die Kernteilung als intranukleärer Vorgang abläuft, scheint nicht für alle Basidiomyceten zuzutreffen. So stehen der Abbildung einer weitgehend geschlossenen Kernhülle bei der Schnallenbildung von Polystictus versicolor (GIRBARDT 1968) mehrere Beobachtungen gegenüber, in denen die Frag-

mentierung der Kernhülle elektronenmikroskopisch nachgewiesen worden ist; so bei der Mitose in den Hyphen von Armillaria mellea (MOTTA 1969) und der Meiose in den Basidien von Psalliota bispora (THIELKE 1968b), Coprinus lagopus (radiatus)(LU 1967) und Coprinus radiatus (LERBS und THIELKE 1969). Da Polystictus zu den Polyporinales und die anderen drei Objekte zu den Agaricinales gehören, könnte man in der aufgezeigten Diskrepanz einen Hinweis mit einer systematischen und phylogenetischen Bedeutung sehen. Die Bestätigung dafür bedarf allerdings der elektronenmikroskopischen Untersuchung weiterer Basidiomyceten.

Interessant erscheint in diesem Zusammenhang ein weiterer Aspekt. Die Fragmentierung der Kernhülle erscheint nicht nur bei der Kernteilung der genannten Basidiomyceten, sondern auch bei Vertretern der Myxomyceten. Diese den einfachen tierischen Zellen nahestehenden Organismen können auch den Pilzen zugerechnet werden. Ihre elektronenmikroskopische Untersuchung hat sich bisher mit folgenden Objekten beschäftigt:

Didymium nigripes, Mitose der Myxamöben- und Plasmodienkerne (SCHUSTER 1964,1965, KERR 1967),

Physarum flavicomum, Mitose der Myxamöben- und Plasmodienkerne (ALDRICH 1969), Meiose der Sporenkerne (ALDRICH 1967),

Physarum polycephalum, Mitose der Plasmodienkerne (KOEVENIG und JACKSON 1966, GUTTES u.a.1968, GOODMAN und RITTER 1969),

Clastoderma debaryanum, Mitose der Plasmodienkerne (McMANUS und ROTH 1968, ROTH 1968).

Die Ergebnisse weisen die Mitose der diploiden Plasmodienkerne und die Meiose der Sporenkerne als intranukleären Vorgang aus. Im Gegensatz dazu erfolgt die Teilung der haploiden Myxamöbenkerne unter Fragementierung der

Kernhülle. Das Auftreten zweier Teilungsmodi in einem Individumm kann als Hinweis auf eine intermediäre Stellung zwischen der tierischen Zelle auf der einen Seite und den Phycomyceten und Ascomyceten, als Vertreter der Pilze mit intranukleärer Kernteilung, auf der anderen Seite gedeutet werden.
Die Tatsache, daß auch bei Protozoen (ROTH und DANIELS 1962, ROTH u.a.1960,1966, JENKINS 1967, u.a.) und bei Chlamydomonas (JOHNSON und PORTER 1968) die Persistenz der Kernhülle während der Teilung beobachtet wurde, unterstreicht die besondere Rolle der Pilze. Dabei erscheint die intranukleäre Kernteilung als eine Variante der mitotischen Teilung, die sich in die Definition von MAZIA (1961) einfügen läßt: "The indispensable aspect of mitotic division of the nucleus is the anaphase separation of sister chromosomes by any mechanism whatsoever".
Die Ausführungen sollten in Verbindung mit den Beobachtungen über die Meiose bei Coprinus radiatus zeigen, daß die neueren elektronenmikroskopischen Untersuchungen die generelle Annahme einer intranukleären Kernteilung nicht mehr für alle Pilze zulassen.

2.2. Die Centriolen der Pilze

Centriolen wurden lichtmikroskopisch bei zahlreichen Pilzen und Myxomyceten nachgewiesen; aber erst die Elektronenmikroskopie hat ihre morphologischen Unterschiede erkennbar werden lassen. In Verbindung mit der Kernteilung wurden Centriolen mit einer neunstrahligen Struktur bei folgenden Myxomyceten:
Didymium nigripes (SCHUSTER 1965, KERR 1967) und
Physarum flavicomum (ALDRICH 1967,1969)
nachgewiesen.

Derartige Centriolen sind auch bei den folgenden Phycomyceten elektronenmikroskopisch beobachtet worden:
Albugo candida (BERLIN und BOWEN 1964,1965),
Allomyces arbusculus (RENAUD und SWIFT 1964),
Traustochytrium aureum (GOLDSTEIN u.a.1964),
Rhizidiomyces apophysatus (FULLER und REICHLE 1965, FULLER 1966),
Blastocladiella emersonii (REICHLE und FULLER 1967, LESSIE und LOVETT 1968),
Pythium ultimum (GROVE 1967),
Catenaria anguillulae (ICHIDA und FULLER 1968).

Diese der äußeren Kernmembran anliegenden Strukturen bestehen aus einem Zylinder (16o-45o x 17o-2oo mμ als Länge x Durchmesser), der aus neun gleichmäßig verteilten Dreiergruppen von Mikrotubuli aufgebaut wird (BERLIN und BOWEN 19o4, FAWCETT 1966, LESSIE und LOVETT 1968).
Die in den Amöben der Myxomyceten und in den Sporangien (BERLIN und BOWEN 1964, RENAUD und SWIFT 1964, LESSIE und LOVETT 1968), den Zoosporen (RENAUD und SWIFT 1964, FULLER und REICHLE 1965, FULLER 1966, ICHIDA und FULLER 1968, LESSIE und LOVETT 1968) und den vegetativen Hyphen (BERLIN und BOWEN 1964, GROVE 1967, RENAUD und SWIFT 1968) der Phycomyceten nacngewiesenen Centriolen sind denen der tierischen Zelle sehr ähnlich (FAWCETT 1966).

Centriolen mit einer neunteiligen Struktur konnten bei den Ascomyceten und Basidiomyceten bisher nicht nachgewiesen werden. In Verbindung mit der Kernteilung treten an ihrer Stelle "highly modified centriol-like bodies" (MOTTA 1969) in Erscheinung. Sie wurden bei den Ascomyceten Saccharomyces (MOOR 1966, ROBINOW und MARAK 1966), Pustularia (SCHRANTZ 1966) und Ceratocystis (AIST 1969) als "centriolar plaque" bezeichnet. Bei den Basidiomyceten wurden noch weitere Termini benutzt: Coprinus lagopus (radiatus) = Centrosom (LU 1967), Coprinus radia-

tus = centriolähnlicher Körper (LERBS und THIELKE 1969), Psalliota bispora = peripherer Körper (THIELKE 1968b), Polystictus versicolor = KCE - kinetochore equivalent (GIRBARDT 1968) und Armillaria mellea = plaque-like centrosome (MOTTA 1969).

Dabei handelt es sich übereinstimmend um eine Struktur, die nach Ga/O- bzw. GaO-Fixierung elektronenmikroskopisch als kontrastreicher Körper in Erscheinung tritt und dabei in ihrer Größe die maximale Länge echter Centriolen erreichen kann. Der Gebrauch so verschiedener Termini für das scheinbar gleiche Organell ist ein Ausdruck der noch bestehenden unklaren Situation. In keinem Fall konnte hier eine neunteilige Struktur nachgewiesen werden. Andererseits treten diese Körper in Übereinstimmung mit den echten Centriolen während der Kernteilung an den Lokalisationsorten der Spindelpole auf.

Bei allen elektronenmikroskopisch untersuchten Phycomyceten bleibt die intranukleäre Spindel vom extranukleären Centriol durch die Kernhülle getrennt. Dies gilt auch für die centriolar plaque der Ascomyceten als erwiesen. Bei den vom Typ der intranukleären Mitose abweichenden Basidiomyceten- und Myxamöbenkernen geht der Fragmentierung der Kernhülle eine Perforierung (MOTTA 1969) oder Öffnung derselben gegenüber den centriolähnlichen Körpern bzw. Centriolen der Myxomyceten voraus. Mit der Ausstahlung von Mikrotubuli erscheinen die Organelle hier als direkte Organisatoren des Spindelapparates (LU 1967, LERBS und THIELKE 1969, MOTTA 1969) bzw. des Zentralstrangs (GIRBARDT 1968).

Sollte sich die hier zugrunde gelegte Deutung der Abbildung von der Schnallenbildung bei Polystictus versicolor (GIRBARDT 1968) bestätigen, so müßte der Terminus "intranukleäre Kernteilung" wegen der Öffnung der Kernhülle an den Polen erweitert werden. Dabei erscheint der Hinweis wichtig, daß bei diesem bisher bekannten Ausnahmefall

die Pole von einer perforierten ER-Kappe gegen das Cytoplasma abgeschirmt werden. Auf diese Weise bleibt der Eindruck eines intranukleären Vorganges erhalten.
Die Zusammenstellung macht deutlich, daß die gegliederten Centriolen der Phycomyceten bei der intranukleären Kernteilung das gleiche Verhalten aufweisen, wie die unstrukturierten centriolar plaque der Ascomyceten. Auch bei der Kernteilung, die durch die Fragmentierung der Kernhülle gekennzeichnet ist, erscheinen die gegliederten Centriolen der Myxamöben mit den centriolähnlichen Strukturen der Basidiomyceten vergleichbar.
Bei allen bisher elektronenmikroskopisch untersuchten Pilzen konnten Centriolen oder vergleichbare Strukturen in Verbindung mit der Kernteilung nachgewiesen werden. Nur bei der intranukleären Teilung der Plasmodienkerne der Myxamöben scheinen derartige Körper zu fehlen (SCHUSTER 1964, KERR 1967, ROTH 1968, McMANUS und ROTH 1968, ALDRICH 1969, GOODMAN und RITTER 1969).
Weiterhin ist erwiesen, daß Centriolen mit der Ausbildung von Geißeln zu Basalkörper (Kinetosom) werden (CLEVELAND 1963, RENAUD und SWIFT 1964, ROTH u.a.1966, LESSIE und LOVETT 1968) und umgekehrt Basalkörper als Centriolen fungieren (MANTON 1964, SOMMER und BLUM 1965, FAWCETT 1966, BERLIN und BOWEN 1965). Daher erscheint die Folgerung begründet, daß die Reduktion der Fähigkeit Geißeln auszubilden in einer strukturellen Rückbildung des Centriols zum Ausdruck kommt.
Bei den Myxomyceten besitzen die begeißelten Amöben Centriolen mit einer neunteiligen Struktur; den geißellosen Plasmodien scheinen derartige Körper zu fehlen. Die Phycomyceten mit ihren begeißelten Zoosporen haben wieder diese Centriolen, dagegen die geißellosen Ascomyceten und Basidiomyceten nur Strukturen, die als Reduktion oder Ersatz gedeutet werden können.

In den lichtmikroskopischen Veröffentlichungen werden die Spindelpole der Pilze sowohl als Centriolen wie als Centrosomen bezeichnet (WAKAYAMA 193o, CHOW 1934, GEITLER 1934, McCLAREN 1967, WILSON u.a.1967). Dabei hat die von WILSON (1928) vorgeschlagene Trennung nach der Dichte des Polzentrums keine Beachtung gefunden. Für tierische Zellen hat MAZIA (1961) auf Grund elektronenmikroskopischer Ergebnisse zwischen Centriol und Center unterschieden. Dabei gilt der Terminus Center für alle Polstrukturen, deren Ultrastruktur nicht der neunteiligen Gliederung entspricht oder unbekannt ist. Diese auf Grund morphologischer Kennzeichen sinnvolle Unterscheidung hat bisher in die elektronenmikroskopische Literatur der niederen Pflanzen keinen Eingang gefunden. Es erscheint in diesem Falle zweckmäßig der weiteren Vermehrung der Termini entgegenzuwirken und unter Bevorzugung der hier dargelegten funktionellen Aspekte der Spindelpolbildung bei Pilzen generell von Centriolen (im erweiterten Sinne) zu sprechen.
In den letzten beiden Kapiteln wurde der Übersicht über die Kernteilung der Pilze eine ihrer Systematik entsprechende Gliederung der Objekte zugrunde gelegt. Ob die dabei deutlich gewordene Einheitlichkeit innerhalb der systematischen Gruppen in Zukunft aufrecht erhalten werden kann, müssen weitere Untersuchungen zeigen.

Am Interphasekern konnten Centriolen mit einer neunteiligen Gliederung erst bei Phycomyceten als paarige Struktur (Diplosom) nachgewiesen werden (BERLIN und BOWEN 1964, RENAUD und SWIFT 1964, ICHIDA und FULLER 1968). In Übereinstimmung mit den grundlegenden Untersuchungen an tierischen Zellen (BERNHARD und HARVEN 196o, ROBBINS u.a.1968) wurde bei Catenaria (ICHIDA und FULLER 1968) die Verdopplung dieser paarigen Struktur während der Prophase beobachtet. So erscheinen die Pole der Myx-

amöben- und der Phycomycetenkerne während der Metaphase mit je einem doppelten Centriol (Diplosom) besetzt. Die elektronenmikroskopischen Bilder weisen in der Anordnung dieser Doppelstruktur Unterschiede auf. Sie kann entweder gradlinig mit ihren Enden zueinandergewandt (BERLIN und BOWEN 1964,1965, GROVE 1967) oder im rechten Winkel auftreten (RENAUD und SWIFT 1964, GAY und GREENWOOD 1966, LESSIE und LOVETT 1968); weiterhin in einem Abstand zueinander stehen (RENAUD und SWIFT 1964, SCHUSTER 1964,1965, FULLER und REICHLE 1965, FULLER 1966) und mit einem Strang verbunden sein (BERLIN und BOWEN 1964, FULLER und REICHLE 1965, FULLER 1966, GROVE 1967).
In den Sporen des Myxomyceten Physarum flavicomum verschwinden die Centriolen nach der Meiose wieder (ALDRICH 1967).
Die hier vorliegenden Ergebnisse enthalten auch eine Darstellung von der Genese des Centriols bei einem Basidiomyceten. Danach erscheint die Struktur in den Basidien von Coprinus radiatus als runder Körper während der meiotischen Prophase. Vor der Polarisationsphase tritt eine hantelförmige Doppelstruktur auf, die als Teilungsstadium angesehen werden kann (LERBS und THIELKE 1969). Diese Beobachtung wurde kürzlich von der Mitose in den Hyphen des Basidiomyceten Armillaria mellea (MOTTA 1969) bestätigt. Auch dort tritt die unipolare Struktur erst während der Prophase auf und scheint sich dann zu verdoppeln. Für diesen Prozeß liegen aber keine Abbildungen vor. Der obige Hinweis auf die systematischen Unterschiede bei den elektronenmikroskopisch untersuchten Basidiomyceten findet für die Sonderstellung von Polystictus eine weitere Bestätigung. Die als KCE bezeichnete Struktur soll an den Hyphenkernen als bipolare Dauerstruktur auftreten. Ihre globulären Enden dienen bei der Kernteilung als Pole. Aus den so entstandenen unipolaren Strukturen an den Tochterkernen werden sofort

nach der Mitose wieder bipolare Formen gebildet (GIRBARDT 1968).
Über die Verdopplung eines "Centrosoms" der Ascomyceten liegen lediglich zwei lichtmikroskopische Berichte vor (ANDRUS und HARTER 1937, WILSON und AIST 1967). Da in dem einen Fall ein artverwandtes Objekt elektronenmikroskopisch untersucht worden ist (AIST 1969), kann man nach einem Vergleich folgern, daß es sich in diesem Fall um die Verdopplung einer centriolar plaque handeln dürfte.

Damit könnte sich die Vermutung bestätigen, daß die Centriolen der höheren Pilze als selbstreduplikative Systeme den radiär gegliederten Centriolen der niederen Pilze nahestehen. Es muß aber als Ausdruck einer Reduktion erscheinen, wenn die Centriolen der Ascomyceten und der Basidiomyceten während ihrer Funktion als Spindelpolkörper nicht als Doppelstruktur beobachtet werden können.

Seit den lichtmikroskopischen Beobachtungen des in den Hyphen wandernden Kerns durch DOWDING und BAKERSPIGEL (1954) wird das Centriol der Pilze auch als Bewegungsorganell diskutiert. Diese Vorstellung hat zuerst durch die Beschreibung einer schnabelförmigen Kernausstülpung in der Bewegungsrichtung (SINGLETON 1953, KNOX-DAVIES und DICKSON 1960) und dann durch den Bericht über die Rolle des Centriols als Basalkörper (BERLIN und BOWEN 1964) an Überzeugungskraft gewonnen. Außerdem konnten WILSON und AIST (1967) Abbildungen von Hyphenkernen verschiedener Pilze vorlegen, die den Eindruck vermittelten, daß das Centriol den Kern durch das Cytoplasma zieht. Leider sind elektronenmikroskopische Bilder von diesem Vorgang, aus denen auch strukturelle Beziehungen sichtbar werden könnten, bisher nicht veröffentlicht worden. Diese Vorstellung berücksichtigt auch nicht die Möglichkeit, daß im Cytoplasma kontraktile, fibrilläre Elemente eine Rolle spielen könnten (CRAWLEY 1966).

In den Basidien von Coprinus radiatus konnten einige Hinweise auf eine aktive Rolle des Centriols bei der Kernbewegung entdeckt werden. Wenn mit der terminalen Kernverlagerung die Meiose eingeleitet wird und die Centriol-Struktur sichtbar ist, dann kann man sie auffallend häufig an der Kernseite entdecken, die der Basidienspitze zugewandt ist. In dieser Stellung vollzieht sich auch regelmäßig die folgende Teilungs- und Polarisationsphase. Für die vermutete Ausrichtung des Centriols kann man eine Beteiligung der terminalen Struktur annehmen. Diese Folgerung bestätigen auch die Kernbilder von der Phase zwischen den meiotischen Teilungen.
Die bisherigen Berichte über eine aktive Rolle des Centriols für die Kernbewegung basieren auf Beobachtungen des Hyphenkerns, für den eine Wanderung in der langgestreckten Zelle notwendig erscheint (GIRBARDT 1968).
In dieser Hinsicht ist es bemerkenswert, daß dieses Organell in den Basidien von Coprinus radiatus gerade in dem Zeitraum in Erscheinung tritt, in dem eine gerichtete Bewegung der Kerne beobachtet werden konnte. Ob der periphere Körper von Psalliota bispora, der auch außerhalb der Meiose am Basidienkern sichtbar ist (THIELKE 1968b), eine Bewegungsfunktion besitzt, bleibt abzuwarten. Es besteht auch weiterhin die Frage, wie nach Reduktion der neunteiligen Struktur das Centriol der Ascomyceten und Basidiomyceten eine derartige Bewegungsfunktion durchführen kann.
Nach Ablauf der Meiose sind die Centriolen bei Coprinus radiatus nur noch kurze Zeit nachweisbar, so daß für die Verlagerung der Kerne in die Sporen andere Mechanismen verantwortlich sein müssen. WELLS hat an der Basidienbasis von Exidia nucleata (1964b) und Schizophyllum commune (1965) sich vergrößernde Vakuolen beobachtet und festgestellt: "The mechanism of vakuolar pressure may account for the translocation of cytoplasm into the

basidiospore." Dieser Vorstellung einer passiven Kernverlagerung hat FURTADO (1968) nach der Beobachtung gestreckter Kerne in der Nähe der Sterigmen von Exidia nucleata die Hypothese von der Eigenbewegung der Kerne gegenübergestellt.
Die Verhältnisse in den Basidien von Coprinus radiatus sprechen für die Vorstellung von WELLS. Der Überblick über die Entwicklung des Hymeniums (Abb.2) macht deutlich, daß mit der Vakuolisierung und Vergrößerung der Paraphysen auf den Basalteil der langen Basidien ein Druck ausgeübt wird. Hinzu kommt die Tatsache, daß sich die zwischen Karyogamie und Meiose kleiner werdenden Vakuolen der Basidie am Nachmittag des 3.Tages kurzfristig vergrößern. Während dieser Vakuolisierung der Basidie erfolgt die Verlagerung der Kerne in die Sporen. In Verbindung mit dem bisher nicht gelungenen Nachweis der Centriolen in der postmeiotischen Basidie lassen die Beobachtungen bei Coprinus radiatus den Vakuolendruck als entscheidenden Faktor für die Kernverlagerung in die Sporen erscheinen.

2.3. Der Spindelapparat

Die elektronenmikroskopischen Bilder des Centriols von Coprinus radiatus zeigen, daß mit Beginn der Polarisationsphase Mikrotubuli von der Struktur aus ins Cytoplasma strahlen. Gleichzeitig wird eine Vergrößerung und Differenzierung des Centriols in ein kontraststarkes Zentrum und eine schalenförmige Zone sichtbar, die die Ausgangsbasis für die Mikrotubuli bildet. Diese Unterscheidung lassen auch die elektronenmikroskopischen Bilder beim Armillaria-Centriol erkennen (MOTTA 1969).

In der Polstellung erscheinen die Centriolen der höheren Pilze als "polar foci for the spindle apparatus"

(MOOR 1966, ROBINOW und MARAK 1966) bzw. "spindle organizing body" (MOTTA 1969). Auch bei Coprinus radiatus strahlt nach Öffnung der Kernhülle der Hauptteil der Mikrotubuli in den Teilungsraum. Aus der Polstellung der Centriolen verlaufen übereinstimmend bei den Phycomyceten (BERLIN und BOWEN 1964, GROVE 1967), den Ascomyceten (ROBINOW und MARAK 1966) und den Basidiomyceten (LU 1967, GIRBARDT 1968, LERBS und THIELKE 1969, MOTTA 1969) ein Teil der Mikrotubuli in das Cytoplasma. Auch bei den Centriolen der Phycomyceten wurde die elektronendichte Randzone als Ausgangsbasis für die Mikrotubuli identifiziert (FULLER und CALHOUN 1968). So scheint für den Aufbau eines Spindelapparates, wie der Vergleich der Ergebnisse von Coprinus radiatus mit anderen Pilzen zeigt, die neunteilige Struktur der Centriolen nicht notwendig zu sein.

Es stellt sich aber auch die Frage nach der Verbindung zwischen Mikrotubuli und Centriol im Fall der intranukleären Teilung. Dazu hat TAYLER (1966) festgestellt, daß die Centriolen der Kernmembranoberfläche anliegen können. Unter diesem Aspekt erscheint die den Mitosepolen von Clastoderma-Plasmodienkernen anliegende und als "centriolar precursor" bezeichnete Struktur (McMANUS und ROTH 1968) als Reduktion auf das elektronendichte Material der Centriol-Randzone. Darin liegt weiterhin ein Hinweis dafür, daß derartige Strukturen auch bei der centriollosen Teilung der Myxomyceten-Plasmodienkerne als Kondensationszentren für die Mikrotubuli an der Kernmembranoberfläche der Polgegend vorhanden sein könnten. Nur unter diesem Aspekt erscheint es berechtigt, die Kernmembran als "spindle tubule organizing center" zu diskutieren (GOODMAN und RITTER 1969).

Nach Öffnung der Kernhülle an den Polen scheint bei Coprinus radiatus der Aufbau der Spindel von den Centriolen ausgehend in den Kernraum hinein zu erfolgen. Dafür sprechen die Beobachtungen, wonach vor der Spindelbildung allein die Centriolen als Zentren der Mikrotubuli-Bildung in Erscheinung treten. Die Möglichkeit einer isolierten Persistenz von Mikrotubuli im Kernraum oder im Cytoplasma erscheint nach den Abbildungen der prä- und postmeiotischen Basidie für Coprinus radiatus nicht gegeben. Derartige Mikrotubuli-Strukturen außerhalb der Mitose wurden aber in den Hyphen von Polystictus versicolor beschrieben (GIRBARDT 1968). Bei diesem Objekt bildet das KCE aber auch eine Dauerstruktur am Interphasekern.

Der auffallend kurzfristige Aufbau der Mikrotubuli des Spindelapparates (nach GIRBARDT (1968) für den Zentralstrang innerhalb von 3o Sekunden) erscheint als Bestätigung der Ergebnisse von INOUE u.a.(1965), wonach die Spindel ein sehr labiles, dynamisches System darstellt. Dabei sollen die polymeren Mikrotubuli aus zylinderförmigen Monomeren durch S-S-Brücken aufgebaut werden (MAZIA 1961, SHELANSKI und TAYLOR 1967). Das Gleichgewicht zwischen Polymeren und Monomeren ist während der Interphase zugunsten der Monomeren und während der Kernteilung zugunsten der Polymeren verschoben. Dieses Gleichgewicht hat sich gegen experimentelle Einflüsse als anfällig erwiesen (ZIMMERMAN 1963, ABRAM und KOFFLER 1964, SAKAI 1966, TILNEY und PORTER 1967, TILNEY und GIBBINS 1968). Umso erstaunlicher ist die Tatsache, daß die polymeren Mikrotubuli nach einer kurzfristigen $KMnO_4$-Fixierung im elektronenmikroskopischen Bild nachgewiesen werden konnten. In Verbindung mit der guten Abbildung des Spindelapparates muß man feststellen, daß sich die Mikrotubuli gegenüber O-haltigen Fixierungen

und den folgenden Präparationseinflüssen auffallend stabil verhalten haben. Damit erscheinen diese Strukturen bei Coprinus radiatus zwar als dynamisches, nicht aber als labiles System.
Das monomere Material für den Aufbau der Mikrotubuli kann im Cytoplasma und im Kern lokalisiert sein (INOUE und BAJER 1961, RICHARDS und BAJER 1961, SAKAI 1969). Für diese Annahme sprechen auch die Beobachtungen bei Coprinus radiatus. So stammt das Material für die Mikrotubuli, die während der Polarisationsphase gebildet werden, wahrscheinlich aus dem Cytoplasma. Wenn aber mit Offnung der Kernhülle der Spindelapparat aufgebaut wird, dann kann man davon ausgehen, daß auch das Kernplasma daran beteiligt ist. Für die Bildung von Mixoplasma, d.h. einer Mischung von Kernplasma und Cytoplasma als Voraussetzung für die Mikrotubulibildung (ROTH und DANIELS 1962), findet sich bei Coprinus radiatus keine Bestätigung, da diese Strukturen schon vor der Möglichkeit einer größeren Plasma-Vermischung auftreten.

Die Ergebnisse von LU (1967), wonach der Spindelapparat von Coprinus lagopus (radiatus) aus "chromosomalen" Mikrotubuli, die eine Verbindung zwischen Centriol und DNS-Partikel darstellen, und den Zentralspindel-Mikrotubuli, die die Centriolen miteinander verbinden, aufgebaut ist, finden in den hier vorgelegten elektronenmikroskopischen Bildern ihre Bestätigung. Falls bei dem Untersuchungsobjekt Kinetochore existieren sollten, treten diese Strukturen nach den hier angewandten Fixierungen nicht in Erscheinung.
Über die Rolle der Mikrotubuli und des Spindelapparates während der Meiose gestatten die elektronenmikroskopischen Bilder nur spekulative Feststellungen. So lassen die Bilder von der Polarisationsphase der Centriolen Zentralspindel-Mikrotubuli erkennen, durch deren Verlängerung eine Bewegung der Körper zu den Orten der

Spindelpolbildung bewirkt werden könnte.
Da bei Coprinus radiatus während einer meiotischen Teilung weder eine Verformung des Spindelraums, noch eine Verlagerung der Spindelpole aus den Abbildungen erkennbar wird, muß man annehmen, daß die Bewegung der DNS-Massen durch die Verkürzung der chromosomalen Mikrotubuli durchgeführt wird. Damit stehen die Ergebnisse im Gegensatz zu den kinematografischen und elektronenmikroskopischen Untersuchungen der Kernteilung in den Polystictus-Hyphen (GIRBARDT 1968), wo eine Verlängerung des Mikrotubuli-Stranges und eine Stoß- und Zug-Bewegung der KCE-Strukturen den Teilungsablauf bestimmen sollen. Es erscheint daher auch weiterhin richtig, das intranukleäre Mikrotubuli-Bündel von Polystictus gegenüber vergleichbaren Strukturen als Zentralstrang zu bezeichnen.
Die Nachweise von Centriolen und polverbindenden Zentralspindel-Mikrotubuli ermöglichen nach WASSERMANN (1929) die Einordnung des Spindelapparates von Coprinus radiatus als Typ II, der im Tierreich häufig vertreten ist. Dieser Typ entspricht der "Zentral-Spindel-Mitose" nach GEITLER (1934). Die Diskussion hat gezeigt, daß der bei der Meiose von Coprinus radiatus auftretende Spindelapparat weitgehend vergleichbaren Strukturen der höheren Organismen entspricht. Für die von GIRBARDT (1960b, 1962a, 1967) vertretene Ansicht einer Sonderstellung der Pilze haben sich bei dem Untersuchungsobjekt keine Hinweise gefunden. Die Ergebnisse bestätigen dagegen die Auffassung von OLIVE (1953), wonach die Kernteilungs-Verhältnisse der Pilze denen der höheren Organismen entsprechen sollen.
Die besonderen Verhältnisse der meiotischen Teilung bei Coprinus lagopus (radiatus) sind von LU (1966b, 1967) weitgehend geklärt worden. Dabei zeigen die elektronenmikroskopischen Bilder den Zeitpunkt der Synapse im

Zygotän-Stadium durch eine dreiteilige Struktur an. Parallel zur gestreckten Formation des synaptischen Zentrums verlaufen auf jeder Seite die als Chromosomen-Achsen identifizierten lateralen Elemente. Eine derartige Struktur tritt in der Abbildung 9 in Erscheinung. Mit dem synaptischen Komplex ergibt sich für den Pilz die Möglichkeit zum crossing over. So ist gerade Coprinus lagopus (radiatus) häufig als Objekt für Untersuchungen genotypischer Merkmale verwendet worden (BRUNSWICK 1924,1926, DAY 196o,1963a,b, DAY und ANDERSON 1961). Elektronenmikroskopische Abbildungen des synaptischen Komplexes liegen bisher von folgenden Myxomyceten und Pilzen vor: Didymium irides (CARROLL und DYKSTRA 1966), Physarum in drei Arten (ALDRICH 1967), dem Ascomyceten Neottiella rutilans (WESTERGAARD und WETTSTEIN 1966), den Basidiomyceten Coprinus lagopus (radiatus) (LU 1966b,1967) und Schizophyllum commune (VOLZ u.a.1968). Weitere Aussagen über das Verhalten der DNS während der Meiose von Coprinus radiatus sind leider nicht möglich, da der übliche DNS-Nachweis am Ga/O-fixierten Material durch Kontrastierung mit Uranylsalzen (ZOBEL und BEER 1961) bei diesem Objekt nur unzureichend gelungen ist.

Ein interessantes Problem bildet die Orientierung des Spindelapparates in den Fruchtkörpern der Basidiomyceten. Der Versuch von JUEL (1898) die Lage der Spindeln während der Meiose II bei paralleler (stichobasidialer) und bei überkreuzter (chiastobasidialer) Anordnung als taxonomisches Kennzeichen einzuführen, ist durch die Untersuchungen von EVANS (1959) beim Kultur-Champignon als nur bedingt anwendbar ausgewiesen worden. Bei diesem Objekt zeigte sich die Anordnung der Spindeln nach den obigen Kennzeichen in einem Verhältnis von etwa 5o:5o, worin aber noch weitere Variationen der Anordnung enthalten sind.

Die Beobachtungen von Coprinus radiatus haben aber gezeigt, daß hier der stichobasidiale Typ regelmäßig vertreten ist. Da auch bei Collybia maculata die Spindelorientierung generell in einer Richtung, nämlich parallel zur Längsachse der Basidien, in Erscheinung tritt (HUFFMAN 1968), kann man davon ausgehen, daß dieses Merkmal durchaus für bestimmte Pilzarten verwendet werden kann.

3. Zur Darstellung der Mitochondrien

Die Untersuchungen morphologischer (HAWKER 1965) und biochemischer (NIEDERPRUEM 1965, ZALOKAR 1965) Kriterien haben die Annahme bestätigt, daß die Mitochondrien der Pilze mit denen der höheren Organismen vergleichbar sind (ZALOKAR 1965, FAWCETT 1966). In den elektronenmikroskopischen Abbildungen dieser Organelle können aber Unterschiede sichtbar werden, die vom Untersuchungsobjekt, seinem Entwicklungsstadium und äußeren Einflüssen abhängig sind.
Während in den Mitochondrien der Oomyceten tubulare Membraneinstülpungen beschrieben wurden (PEYTON und BOWEN 1963, EHRLICH und EHRLICH 1966, GAY und GREENWOOD 1966, SHATLA u.a.1966), treten bei Coprinus radiatus in Übereintimmung mit den meisten untersuchten Pilzen regelmäßig Cristae auf. Bei höheren Pflanzen können in einem Organismus neben dem regelmäßig auftretenden Tubuli-Typ (NOVIKOFF 1961, SITTE 1961) auch Mitochondrien mit Cristae ausgebildet werden (BUVAT 1958, LANGE 1958). Man nimmt daher an, daß die verschiedenen morphologischen Erscheinungsformen der inneren Mitochondrien-Membran eher Besonderheiten des Stoffwechsels als taxonomische Unterschiede widerspiegeln (vergl. FREY-WYSSLING und MÜHLETHALER 1965).

In den elektronenmikroskopischen Abbildungen der Basidien von Coprinus radiatus wurden in Abhängigkeit von der Fixierung an den Cristae Veränderungen beobachtet. Während diese Membraneinstülpungen nach der GaO-Fixierung meist parallel zur Längsachse der Mitochondrien orientiert sind, zeigt das $KMnO_4$-Bild nahezu regelmäßig Cristae, die senkrecht zu dieser Orientierung verlaufen. Nach GIRBARDT (1969) sollen längsorientierte Cristae nach der Ga/O-Fixierung das charakteristische Merkmal der Pilz-Mitochondrien darstellen. Ihr $KMnO_4$-Bild wird als artefiziell verändert betrachtet. Die nach der O-bichromat-Fixierung auftretenden ringförmigen Organelle sehen den "cup- and bell-shaped"-Mitochondrien (BAGSHAW u.a.1968) sehr ähnlich; sie müssen aber bei Coprinus radiatus als Artefakt angesehen werden.

Die Entstehung der Mitochondrien aus einer Vorstufe ist bei Pilzen nur für Neurospora crassa beschrieben worden (LUCK 1963). Bei Coprinus radiatus haben sich dafür trotz ihrer zahlenmäßigen Zunahme während der Basidienentwicklung keine Hinweise gefunden.

Von großer Bedeutung ist der biochemische und elektronenmikroskopische Nachweis der DNS in den Mitochondrien (NASS und NASS 1963, CHATTERJEE u.a.1963). Er bildet die Grundlage für die Annahme einer genetischen Kontinuität des Organells (LUCK 1966). Dieser Nachweis liegt bisher bei Pilzen nur für Neurospora crassa vor (LUCK und REICH 1964). Bei Coprinus radiatus treten im Chondrioplasma regelmäßig kontrastlose Stellen auf. Diese können aber nicht als Orte der DNS angesehen werden, da diese leeren Stellen auch nach der GaO-Fixierung in Erscheinung treten.

Abschließend kann man feststellen, daß die Darstellung der Mitochondrien von Coprinus radiatus nicht wesentlich von der anderer Pilze abweicht.

ZUSAMMENFASSUNG

1. Durch lichtmikroskopische Untersuchungen am Hymenium von Coprinus radiatus wurde der zeitliche Ablauf der Basidienentwicklung ermittelt. Der Beginn der Meiose wird an der terminalen Verlagerung des Basidienkerns erkennbar. Im Anschluß daran erscheint die Teilungsfigur. Nach Vitalfluorochromierung mit Tetracyclin läßt sich in Verbindung mit der Meiose eine Ansammlung von ER-Membranen feststellen.

2. Die Ergebnisse der elektronenmikroskopischen Untersuchungen bestätigen im wesentlichen die lichtmikroskopischen Befunde und zeigen, daß bei diesem Pilz während der Meiose ein Spindelapparat auftritt. Diese Beobachtung spricht gegen die von GIRBARDT (1967) vertretene Ansicht von der Sonderstellung der Pilze und unterstützt die Vorstellung von CLIVE (1953).

3. Die elektronenmikroskopischen Bilder zeigen zur Zeit der meiotischen Prophase, daß der ER-Komplex einen regelmäßig organisierten Membranaufbau besitzt. Seine Funktion besteht vermutlich darin, als Membranreservoir zum Zeitpunkt der Kernmembranauflösung Vesikel zu bilden. Dabei wird zwischen funktions- und fixierungsabhängiger Vesikulierung unterschieden. Die Vesikel werden mit der Restitution der Kernhülle in Verbindung gebracht. Der ER-Komplex entspricht sicher nicht einem Golgi-Apparat; er soll deshalb als "Kernteilungs-Reticulum" bezeichnet werden.

4. Mit Beginn der meiotischen Prophase I erscheint an der äußeren Kernmembran eine centriolähnliche Struktur. Nach einer Teilungs- und Polarisationsphase werden von ihr unter Ausstrahlung von Mikrotubuli die Spindelpole

gebildet. Dabei scheint es sich durch das Fehlen einer neunteiligen Struktur um die Reduktionsform eines Centriols zu handeln, der unter Berücksichtigung ihrer Rolle als Spindelpol die Bezeichnung Centriol zukommt.

5. Während der meiotischen Metaphase erfolgt die Fragmentierung der Kernhülle. Ihre Restitution muß während der Telophase stattfinden.

6. Die oben beschriebenen Beobachtungen konnten auch für den Ablauf der 2.meiotischen Teilung bestätigt werden.

LITERATURVERZEICHNIS

ABRAM, D. and H.KOFFLER: In vitro formation of flagella-like filaments and other structures from flagellin.
J.Mol.Biol. 9, 168-172 (1964).

AIST, J.R.: The mitotic apparatus in fungi, Ceratocystis fagacearum and Fusarium oxysporum.
J.Cell Biol. 40, 120-135 (1969).

ALDRICH, H.C.: The ultrastructure of meiosis in three species of Physarum.
Mycologia (N.Y.) 59, 127-148 (1967).

ALDRICH, H.C.: The ultrastructure of mitosis in myxamoebae and plasmodia of Physarum flavicomum.
Amer.J.Bot. 56, 290-299 (1969).

ALLEN, R.D. and C.C.BOWEN: Fine structure of Psilotum nudum cells during division.
Caryologia 19, 299-342 (1966).

AMANO, S. and H.TANAKA: Electron microscope study on the disappearence and regeneration of the nuclear envelope during mitosis.
Acta Haematol.Jap. 20, 319-330 (1957).

ANDRUS, C.F. and L.L.HARTER: Organization of the unwalled ascus in two species of Ceratostomella.
J.Agr.Res. 54, 19-34 (1937).

BAGSHAW, V., R.BROWN and M.M.YEOMAN: Changes in the mitochondrial complex accompanying callus growth.
Ann.Bot. 33, 35-44 (1969).

BAJER, A. and J.MOLE-BAJER: Endosperm-material for study on the physiology of cell division.
Acta Soc.Bot.Polon. 23, 69-110 (1954).

BAJER, A. and J.MOLE-BAJER: Formation of spindle fibers, kinetochore orientation and behavior of the nuclear envelope during mitosis in endosperm. Fine structural and in vitro studies.
Chromosoma (Berlin) 27, 448-484 (1969).

BAKERSPIGEL, A.: The structure and manner of division of the nuclei in the vegetative mycelium of the basidiomycete Schizophyllum commune.
Canad.J.Bot. 37, 835-842 (1959).

BAKERSPIGEL, A.: Nuclear structure and division in the vegetative mycelium of the Saprolegniaceae.
Amer.J.Bot. 47, 94-100 (1960).

BANERJEE, S. and B.NANDI: Contribution to the cytology of Hymenomycetes. VII.Karyological studies in Fomes lividus kalchbr.
Caryologia 19, 85-94 (1966).

BARER, R., S.JOSEPH and G.A.MEEK: The origin of the nuclear membrane.
Exp.Cell Res. 18, 179-182 (1959).

BEHNKE, H.D.: Zum Aufbau gitterartiger Membranstrukturen im Siebelementplasma von Dioscorea.
Protoplasma 66, 287-31o (1968).

BERLIN, J.D. and C.C.BOWEN: Centrioles in the fungus Albugo candida.
Amer.J.Bot. 51, 65o-652 (1964).

BERLIN, J.D. and C.C.BOWEN: Mitosis and zoospore formation in Albugo.
Amer.J.Bot. 52, 613 (1965).

BERLINER, M.D. and R.H.DUFF: Ultrastructure of Armillaria mellea hyphae.
Canad.J.Bot. 43, 171-172 (1965).

BERNHARD, W.: Ultrastructural aspects of nucleo-cytoplasmic relationship.
Exp.Cell Res., Suppl.6, 17-5o (1958).

BERNHARD, W., A.BAUER, M.GUERIN and C.OBERLING: Etude au microscope electronique de corpuscules d'aspect dans les epitheliomas mammaires de la souris.
Bull.Cancer 13, 163-169 (1955).

BERNHARD, W. and E.de HARVEN: L'ultrastructure du centriole et d'autres éléments de l'appareil achromatique.
In: Proc.4th Intern.Conf.Electr.Micr.Berlin 1958. Springer Verlag Berlin (196o).

BINGGELI, M.F.: Abnormal intranuclear and cytoplasmic formations associeted with a chemically induced, transplantable chicken sarcoma.
J.Biophys.Biochem.Cytol. 5, 143-153 (1959).

BORRISS, H.: Beiträge zur Wachstums- und Entwicklungsphysiologie der Fruchtkörper von Coprinus lagopus.
Planta (Berlin) 22, 28-69 (1934a).

BORRISS, H.: Über den Einfluß äußerer Faktoren auf Wachstum und Entwicklung der Fruchtkörper von Coprinus lagopus.
Planta (Berlin) 22, 644-684 (1934b).

BOUCK, G.B. and J.CRONSHAW: The fine structure of differentiating sieve tube elements.
J.Cell Biol. 25, 79-95 (1965).

BRACKER, C.E.: Ultrastructural aspects of sporangiospore formation in Gilbertella persicaria.
In: The Fungus Spore, Proc.Symp.Coulston Res.Soc.18th Bristol, England (ed.M.F.Madelin) Butterworth London (1966).

BRACKER, C.E.: Ultrastructure of fungi.
Ann.Rev.Phytopath. 5, 343-374 (1967).

BRADLEY, S.G. and D.RITZI: Composition and ultrastructure of Streptomyces venezuelae.
J.Bact. 95, 2358-2364 (1968).

BROWN, R.: The effect of the temperature on the duration of different stages of cell division on root tips.
J.Exp.Bot. 2, 96-110 (1951).

BRUNSWICK, H.: Untersuchungen über die Geschlechts- und Kernverhältnisse bei der Hymenomycetengattung Coprinus.
Bot.Abhandl.K.Goebel 5, 1-152 (1924).

BRUNSWICK, H.: Die Reduktionsteilung bei den Basidiomyceten.
Z.Bot. 18, 481-498 (1926).

BURNETT, J.H.: Fundamentals of mycology.
Edw.Arnold Ltd.London (1968).

BURNETT, J.H. and M.E.BOULTER: The mating system of fungi. II. Mating systems of the Gasteromycetes Mycocalia denudata and M. duriaeana.
New Phytol. 62, 217-236 (1963).

BUTLER, E.E. and C.E.BRACKER: The fungus cell.
In: Proc.Amer.Phytopath.Soc.Symp.Rhizoctonia solani 1965, Academic Press New York (1967).

BUVAT, R.: Recherches sur les infrastructures de cytoplasme, dans les cellules de meristéme apical, des ébauches foliaires et de feuilles developpes d'Elodea canadensis.
Ann.Sci.Nat.Bot. 19, 121-143 (1958).

BUVAT, R.: Electron microscopy of plant protoplasm.
Intern.Rev.Cytol. 14, 41-148 (1963).

CANTINO, E.C., J.S.LOVETT, L.V.LEAK and G.LYTHGOE: The single mitochondrion, fine structure and germination of the spores of Blastocladiella emersonii.
J.Gen.Microbiol. 31, 393-404 (1963).

CARO, L.G. and G.E.PALADE: Protein synthese, storage and discharge in the pancreatic exocrine cell. An autoradiographic study.
J.Cell Biol. 20, 473-495 (1964).

CARROL, G.C.: A study of the fine structure of ascosporogenesis in Saccobolus kerverni. Arch.Mikrobiol. 66, 321-339 (1969).

CARROL, G.C. and R.DYKSTRA: Synaptinemal complexes in Didymium iridis. Mycologia (N.Y.) 58, 166-169 (1966).

CHAMBERS, T.C. and L.G.WILLOUGHBY: The fine structure of Rhizophlyctis rosea, a soil Phycomycete. J.Roy.Microscop.Soc. 83, 355-364 (1964).

CHAPMAN, J.A. and R.VUJICIC: The fine structure of sporangia of Phytophthora erythroseptica. J.Gen.Microbiol. 41, 275-282 (1965).

CHAPMAN, D. and D.J.FLUCK: Physical studies of phospholipids. J.Cell Biol. 3o, 1-11 (1966).

CHATTERJEE, S.K., H.K.DAS and S.C.ROY: DNA and the synthesis of protein in plant mitochondria. Biochim.Biophys.Acta 114, 349-352 (1966).

CHOW, C.H.: Contributions à l'étude du développement des Coprins. Botaniste 26, 89-234 (1934).

CHRISTENSEN, A.K. and D.W.FAWCETT: The normal fine structure of opossum testicular interstitial cells. J.Biophys.Biochem.Cytol. 9, 653-67o (1961).

CLEVELAND, L.R.: Function of flagellate and other centrioles in cell repreduction. In: The Cell in Mitosis, (ed.L.Levine), Academic Press, Inc.New York (1963).

CONTI, S.F. and T.D.BROCK: Electron microscopy of cell-fusion in conjugating Hansenula wingei. J.Bact. 9o, 524-533 (1965).

CRAWLEY, J.C.W.: Fine structure and cytoplasmic streaming in Physarum polycephalum. J.Roy.Microskop.Soc. 85, 313-322 (1966).

DAY, P.R.: The structure of the A-mating type locus in Coprinus lagopus. Genetics 45, 641-65o (196o).

DAY, P.R.: Mutations of the A-mating type factor in Coprinus lagopus. Genet.Res. 4, 55-64 (1963a).

DAY, P.R.: The structure of the A-mating type factor in Coprinus lagopus, wild-alleles. Genet.Res. 4, 323-335 (1963b).

DAY, P.R. and G.E.ANDERSON: Two linkage groups in Coprinus lagopus.
Genet.Res. 2, 414-423 (1961).

DÖRR, J.: Zum Feinbau der Hyphen von Cuscuta odorata und ihrem Anschluß an die Siebröhren ihrer Wirtspflanzen.
Naturwiss. 54, 474 (1967).

DOWDING, E.S. and A.BAKERSPIGEL: The migrating nucleus.
Canad.J.Microbiol. 1, 68-78 (1954).

DRAWERT, H. und U.RÜFFER-BOCK: Fluorochromierung von endoplasmatischem Reticulum, Dictyosomen und Chondriosomen mit Tetracyclin.
Ber.Dtsch.Bot.Ges. 77, 44o-449 (1964).

DREWS, G. und P.GIESBRECHT: Der Aufbau der Bakterien- und Cyanophyceenzelle.
In: Die Zelle, Struktur und Funktion.
ed. H.METZNER, Wissensch.Verlagsgesell.
Stuttgart (1966).

DUNCAN, E.J. and J.A.MACDONALD: Nuclear phenomena in Marismius androsaceus (L.ex Fr.) and M. rotula (Scop.ex. Fr.) Fr.
Trans.Roy.Soc.Edin.Vol. 66, 129-141 (1965).

EHRLICH, M.A. and H.G.EHRLICH: Ultrastructure of the hyphae and haustoria of Phytophthora infestans and hyphae of P. parasitica.
Canad.J.Bot. 44, 1495-15o3 (1966).

ENDERS, A.C.: Observations on the fine structure of lutein cells.
J.Cell Biol. 12, 1o1-113 (1962).

ERLANDSON, R.A.: A new Maraglas, DER 732, embedment for electron microscopy.
J.Cell Biol. 22, 7o4-7o5 (1964).

ESAU, K. and V.J.CHEADLE: Cytologic studies on phloem.
Univ.Calif.Publs.Bot. 36, 253-344 (1965).

ESAU, K. and J.CRONSHAW: Endoplasmic reticulum in the sieve elements of Cucurbita.
J.Ultrastruct.Res. 23, 1-14 (1968).

ESSER, K. und R.KUENEN: Genetik der Pilze.
Springer Verlag Berlin (1965).

EVANS, H.J.: Nuclear behavior in the cultivated mushroom.
Chromosoma (Berlin) 1o, 115-135 (1959).

EVANS, H.J. and J.R.K.SAVAGE: The effect of temperature on mitosis and on the action of colchicine in root meristem cells of Vicia faba.
Exp.Cell Res. 18, 51-61 (1959).

EYME, J.: Infrastructure des cellules nectarigènes de Diplotaxis erucoides, Helleborus niger et foetidus.
C.r.Acad.Sci. (Paris) 262, 1629-1632 (1966).

EYME, J.: Nouvelles observations sur l'infrastructure de tissus nectarigènes floraux.
Botaniste 50, 169-183 (1967).

EYME, J. et M.LEBLANC: Contribution à l'étude inframicroscopique d'inclusions cytoplasmiques présentes dans les ovules de Ficaria et dans les nectaires d'Helleborus.
C.r.Acad.Sci. (Paris) 256, 4958-4959 (1963).

FALK, H.: Beiträge zur Ultrahistologie der Wurzelspitze bei Allium cepa.
Protoplasma (Wien) 55, 237-254 (1962).

FALK, H.: Zur Herkunft des Siebröhrenschleims bei Tetragonia expansa Murr.
Planta (Berlin) 60, 558-567 (1964).

FALK, H. und H.KLEINIG: Feinbau und Carotinoide von Tribonema (Xanthophyceae).
Arch.Mikrobiol. 61, 347-362 (1968).

FAWCETT, D.W.: An atlas of fine structure: the cell, its organelles and inclusions.
W.B.Saunders Comp., Philadelphia - London (1966).

FAWCETT, D.W. and J.P.REVEL: The sarcoplasmic reticulum of a fast-acting fish muscle.
J.Biophys.Biochem.Cytol. 10, 89-110 Suppl. (1961).

FELDHERR, C.M.: Nucleo cytoplasmic exchanges during cell division.
J.Cell Biol. 31, 199-203 (1966).

FELDHERR, C.M. and C.V.HARDING: The permeability characteristics of the nuclear envelope at interphase.
Protoplasmatologia V,2, 35-50 (1964).

FRANKE, W.W.: Isolated nuclear membranes.
J.Cell Biol. 31, 619-623 (1966).

FRANKE, W.W.: Zur Feinstruktur isolierter Kernmembranen aus tierischen Zellen.
Z.Zellforsch. 80, 585-593 (1967).

FREY-WYSSLING, A., J.F.LOPEZ-SAEZ and K.MÜHLETHALER: Formation and development of the cell plate.
J.Ultrastruct.Res. 10, 422-437 (1964).

FREY-WYSSLING, A. and K.MÜHLETHALER: Ultrastructural plant cytology.
Elsevier, Amsterdam-London-New York (1965).

FULLER, M.S.: Growth and development of the water mold Rhizidiomyces in pure culture.
Amer.J.Bot. 49, 64-71 (1962).

FULLER, M.S.: Structure of the uniflaggellate zoospores of aquatic Phycomycetes.
In: The Fungus Spore, Proc.Symp.Coulston Res.Soc.18th Bristol, England. (ed.M.F. Madelin) Butterworths London (1966).

FULLER, M.S. and R.REICHLE: The zoospore and early development of Rhizidiomyces apophysatus.
Mycologia (N.Y.) 57, 946-961 (1965).

FULLER, M.S. and S.CALHOUN: Microtubule and kinetosome relationship in the motile cells of the Blastocladiales.
Z.Zellforsch. 87, 526-533 (1968).

FURTADO, J.S.: Basidial cytology of Exidia nucleata.
Mycologia (N.Y.) 60, 9-15 (1968).

GALL, J.G.: An octagonal pattern in the nuclear envelope.
J.Cell Biol. 27, 121 A (1965).

GALL, J.G.: Octagonal nuclear pores.
J.Cell Biol. 32, 391-399 (1967).

GAY, J.L. and A.D.GREENWOOD: Structural aspects of zoospore production in Saprolegnia ferax with particular reference to the cell and vacuolar membranes.
In: The Fungus Spore, Proc.Symp.Coulston Res.Soc.18th Bristol, England. (ed.M.F. Madelin) Butterworths London (1966).

GEITLER, L.: Grundriß der Cytologie.
Borntträger Verlag Berlin (1934).

GIESY, R.M. and P.K.DAY: The septal pores of Coprinus lagopus in relation to nuclear migration.
Amer.J.Bot. 52, 287-293 (1965).

GIRBARDT, M.: Zur Frage der Kernteilung bei Basidiomyceten.
Ber.Dtsch.Bot.Ges. 69, 14 (1956a)

GIRBARDT, M.: Lebendbeobachtung der Kernteilung bei Basidiomyceten.
Naturwiss. 43, 429-430 (1956b).

GIRBARDT, M.: Zur Problematik der vegetativen Kernteilung von Polystictus versicolor mit Film.
Ber.Dtsch.Bot.Ges. 72, 77-84 (1959).

GIRBARDT, M.: Licht- und elektronenoptische Untersuchungen an Polystictus versicolor (L). VI. Der Nukleolus-Formwandel. Ein Beitrag zur Frage der Kernbewegung.
Planta (Berlin) 55, 365-380 (1960a).

GIRBARDT, M.: Ein Blick in die Werkstatt des Lebens. Untersuchungen an Pilzzellen.
Umschau 11, 340-343 (1960b).

GIRBARDT, M.: Licht- und elektronenoptische Untersuchungen an Polystictus versicolor (L). VII. Lebendbeobachtungen und Zeitdauer der Teilung des vegetativen Kernes.
Exp.Cell Res. 23, 181-194 (1961a).

GIRBARDT, M.: Licht- und elektronenmikroskopische Untersuchungen an Polystictus versicolor. II. Die Feinstruktur von Grundplasma und Mitochondrien.
Arch.Mikrobiol. 39, 351-359 (1961b).

GIRBARDT, M.: Morphologische Veränderungen des endoplasmatischen Reticulums in Abhängigkeit vom Hydratationsgrad des Cytoplasmas bei Polystictus versicolor.
Ber.Dtsch.Bot.Ges. 74, 268-275 (1961c).

GIRBARDT, M.: Licht- und elektronenoptische Untersuchungen an Polystictus versicolor (L). VIII. Färberische Analyse der vegetativen Kernteilung.
Planta (Berlin) 58, 1-21 (1962a).

GIRBARDT, M.: Licht- und elektronenmikroskopische Untersuchungen an Polystictus versicolor. III. Änderung der Grundplasmastrukturen während der Schnallenbildung.
Z.Naturforschung 17, 49-53 (1962b).

GIRBARDT, M.: Abstracts 10th Intern.Bot.Congr.Edingurgh 1964. Defa-Film Nr. TH-F 552 (1964).

GIRBARDT, M.: Submikroskopische Cytologie der Pilzzelle.
Fortschr.Bot. 29, 25-32 (1967).

GIRBARDT, M.: Ultrastructure and dynamics of the moving nucleus.
In: Aspects of cell motility. Symp.Soc.Exp. Biol. 22, 249-261 (1968).

GIRBARDT, M.: Die Ultrastruktur der Apikalregion von Pilzhyphen.
Protoplasma (Wien) 67, 413-441 (1969).

GOLDSTEIN, S., L.MORIBER and B.HERSCHENOV: Ultrastructure of Traustochytrium aureum, a biflagellate marine phycomycete.
Mycologia (N.Y.) 56, 897-904 (1964).

GOODMAN, E.M. and H.RITTER: Plasmodial mitosis in Physarum polycephalum.
Arch.Protistenkunde 111, 161-169 (1969).

GROSS, P.R., D.E.PHILPOTT and S.NASS: The fine structure of the mitotic spindle in sea urchin eggs.
J.Ultrastruct.Res. 2, 55-67 (1958).

GROVE, S.N.: (1967) aus Bracker (1967).

GROVE, S.N., C.E.BRACKER and D.J.MORRE: Fine structure of the growth zone in hyphae tips of Pythium ultimum.
Amer.J.Bot. 54, 638 (1967).

GROVE, S.N., C.E.BRACKER and D.J.MORRE: Cytomembrane differentiation in the endoplasmic reticulum - Golgi apparatus - vesicle complex.
Science 161, 171-173 (1968).

GUTTES, S., E.GUTTES and R.ELLIS: Electron microscope study of mitosis in Physarum polycephalum.
J.Ultrastruct.Res. 22, (1968).

HARRIS, P.: Electron microscope study of mitosis in sea urchin blastomeres.
J.Biophys.Biochem.Cytol. 11, 419-432 (1961).

HARRIS, R.J.C. and D.MAZIA:
In: The interpretation of ultrastructure.
(ed.R.J.C.HARRIS) Academic Press Inc. New York p.279 (1962).

HARTMANN, G.C.: Nuclear division in Alternaria tenuis.
Amer.J.Bot. 51, 209-212 (1964).

HASHIMOTO, T., S.F.CONTI and H.B.NAYLOR: Nuclear changes occurring during bud-formation in Saccharomyces cerevisiae as revealed by ultrathin sectioning.
Nature (London) 182, 454 (1958).

HASHIMOTO, T., S.F.CONTI and H.B.NAYLOR: Studies of the fine structure of microorganisms. IV. Observations on budding Saccharomyces cerevisiae by light and electron microscopy.
J.Bact. 77, 344-354 (1959).

HAVELKOVA, M. and P.MENSIK: The golgi apparatus in the regenerating protoplasts of Schizosaccharomyces.
Naturwiss. 53, 562 (1966).

HAWKER, L.E.: Fine structure of Pythium debaryanum Hesse and its probable significance. Nature (London) 197, 619 (1963).

HAWKER, L.E.: Fine structure of fungi as revealed by electron microscopy. Biol.Rev. 40, 52-92 (1965).

HAWKER, L.E. and P.McV.ABBOTT: Fine structure of vegetative hyphae of Rhizopus. J.Gen.Microbiol. 30, 401-408 (1963).

HEPLER, P.K. and E.H.NEWCOMB: Fine structure of cell plate formation in the apical meristem of Phaseolus roots. J.Ultrastruct.Res. 19, 498-513 (1967).

HRUSHOVETZ, S.B.: Cytological studies of ascus development in Cochliobolus sativus. Canad.J.Bot. 34, 641-651 (1956).

HUFFMAN, D.M.: Meiotic behavior in the mushroom Collybia maculata var. scorzonerea. Mycologia (N.Y.) 60, 451-456 (1968).

HYDE, J.M. and D.WALKINSHAW: Ultrastructure of basidiospores and mycelium of Lenzites saepiaria. J.Bact. 92, 1218-1227 (1966).

ICHIDA, A.A. and M.S.FULLER: Ultrastructure of mitosis in the aquatic fungus Catenaria anguillulae. Mycologia (N.Y.) 60, 141-155 (1968).

INOUE, S. and A.BAJER: Birefringence in endosperm mitosis. Chromosoma (Berlin) 12, 48-63 (1961).

INOUE, S., H.SATO, R.E.KANE and R.E.STEPHENS: Dynamic structure of the living spindle. J.Cell Biol. 27, 115-116 A (1965).

ITO, S.: The endoplasmic reticulum of gastric parietal cells. J.Biophys.Biochem.Cytol. 11, 333-347 (1961).

JENKINS, R.A.: Fine structure of division in ciliate protozoa. I. Micronuclear mitosis in Blepharisma. J.Cell Biol. 34, 463-481 (1967).

JOHNSON, U.G. and K.R.PORTER: Fine structure of cell division in Chlamydomonas reinhardi. Basal-bodies and microtubules. J.Cell Biol. 38, 403-425 (1968).

JUEL, H.O.: Die Kernteilung in den Basidien und die Phylogenie der Basidiomyceten. Jahrb.wiss.Bot. 32, 361-388 (1898).

KAVANAU, J.L.: Structure and function in biological membranes.
Holden-Day Inc., San Francisco-London-Amsterdam (1965).

KERR, S.J.: A comparative study of mitosis in amoebae and plasmodia of the true slime mold Didymium nigripes.
J.Protozool. 14, 439-445 (1967).

KESSEL, R.G.: Electron microscope studies on the origin of annulate lamellae in oocytes of Necturus.
J.Cell Biol. 19, 391-414 (1963).

KESSEL, R.G.: Intranuclear and cytoplasmic annulate lamellae in tunicate oocytes.
J.Cell Biol. 24, 471-488 (1965).

KESSEL, R.G.: An electron microscope study of nuclear-cytoplasmic exchange in oocytes of Ciona intestinales.
J.Ultrastruct.Res. 15, 181-196 (1966).

KING, R.C. and R.L.DEVINE: Oogenesis in adult Drosophila melanogaster.
Growth 22, 299-313 (1958).

KLIMA, J.: Das Bild des endoplasmatischen Reticulums von Planaria alpina in Abhängigkeit vom pH-Wert des Fixierungsmittels.
Protoplasma (Wien) 51, 415-435 (1960).

KNOX-DAVIES, P.S. and J.G.DICKSON: Cytology of Helminthosporium turcicum and its ascigerous stage, Trichometasphaeria turcica.
Amer.J.Bot. 47, 328-339 (1960).

KOEVENIG, J.L. and R.C.JACKSON: Plasmodial mitosis and polyploidy in the myxomycete Physarum polycephalum.
Mycologia (N.Y.) 58, 662-667 (1966).

KOLLMANN, R.: On the fine structure of the sieve element protoplast.
Phytomorph. 14, 247-264 (1964).

KOLLMANN, R. und W.SCHUMACHER: Über die Feinstruktur des Phloems von Metasequoia glyptostroboides und seine jahreszeitlichen Veränderungen.
I. Das Ruhephloem.
Planta (Berlin) 57, 583-607 (1961).

KOLLMANN, R. und W.SCHUMACHER: Über die Feinstruktur des Phloems von Metasequoia glyptostroboides und seine jahreszeitlichen Veränderungen.
III. Die Reaktivierung der Phloemzellen im Frühjahr.
Planta (Berlin) 59, 195-221 (1962).

KOLLMANN, R. und W.SCHUMACHER: Über die Feinstruktur des Phloems von Metasequoia glyptostroboides und seine jahreszeitlichen Veränderungen. V. Die Differenzierung der Siebzellen im Verlaufe einer Vegetationsperiode. Planta (Berlin) 63, 155-190 (1964).

LANGE, A.: Infrastructure des cellules du meristéme apical et des jeunes ébauches folaires de Chrysanthemum segetum L. Ann.Sci.Nat.Bot. 19, 165-176 (1958).

LERBS, V. und CH.THIELKE: Die Entstehung der Spindel während der Meiose von Coprinus radiatus. Arch.Mikrobiol. 68, 95-98 (1969).

LESSIE, P.E. and J.S.LOVETT: Ultrastructural changes during sporangium formation and zoospore differentiation in Blastocladiella emersonii. Amer.J.Bot. 55, 220-236 (1968).

LOWRY, R.J. and A.S.SUSSMAN: Ultrastructural changes during germination of ascospores of Neurospora tetrasperma. J.Gen.Microbiol. 51, 403-409 (1968).

LU, B.C.: Golgi apparatus of the basidiomycete Coprinus lagopus. J.Bact. 92, 1831-1834 (1966a).

LU, B.C.: Fine structure of meiotic chromosomes of the basidiomycete Coprinus lagopus. Exp.Cell Res. 43, 224-227 (1966b).

LU, B.C.: Meiosis in Coprinus lagopus: a comparative study with light and electron microscopy. J.Cell Sci. 2, 529-536 (1967).

LUCK, D.J.L.: Formation of mitochondria in Neurospora crassa. A quantitative radioautographic study. J.Cell Biol. 16, 483-499 (1963).

LUCK, D.J.L.: The biogenesis of mitochondria in Neurospora, a summary of present findings. In: Funktion und morphologische Organisation der Zelle (ed.P.Sitte) S.314 (1966).

LUCK, D.J.L. and E.REICH: DNA in mitochondria of Neurospora crassa. Proc.Natl.Acad.Sci.U.S. 52, 931-938 (1964).

LUFT, J.H.: Permanganate - a new fixative for electron microscopy. J.Biophys.Biochem.Cytol. 2, 799-801 (1956).

LUFT, J.H.: Improvements in epoxy resin embeading methods. J.Biophys.Biochem.Cytol. 9, 409-414 (1961).

MAHOWALD, D.P.: Fine structure of pole cells and polar granules in Drosophila melanogaster. J.Exp.Zool. 151, 201-215 (1962).

MANTON, J.: Observations with electron-microscope on the division cycle in the flagellate Prymnesium parvum Carter. J.Roy.Microscop.Soc. 83, 317-322 (1964).

MARKHAM, R., S.FREY and B.J.HILLS: Methods for the enhancement of image detail and accentuation of structure in electron microscopy. Virology 20, 88-102 (1963).

MAZIA, D.: Mitosis and physiology of cell division. In: The Cell, Vol.III (eds.J.Brachet and A.E.Mirsky), Academic Press, N.Y. 77-412 (1961).

McCLAREN, M.: Meiosis in Coprinus atramentarius. Canad.J.Bot. 45, 215-219 (1967).

McMANUS, M.A. and L.E.ROTH: Ultrastructure of the somatic nuclear division in the plasmodium of the myxomycete Clastoderma debaryanum. Mycologia (N.Y.) 60, 426-436 (1968).

MEPHAM, R.H. and G.R.LANE: Nucleopores and polyribosome formation. Nature (London) 221, 288-289 (1969).

MERRIAM, R.: The origin and fate of annulate lamellae in máturing sand dollar eggs. J.Biophys.Biochem.Cytol. 5, 117-123 (1959).

MERRIAM, R.: Nuclear envelope structure during cell division in Chaetopterus eggs. Exp.Cell Res. 22, 93-107 (1961).

MERRIAM, R.: Some dynamic aspects of the nuclear envelope. J.Cell Biol. 12, 79-90 (1962).

MICHAELIS, L.: Der Acetat-Veronal-Puffer. Bioch.Z. 234, 139-141 (1931).

MOLLENHAUER, H.H.: Transition forms of golgi apparatus secretion vesicles. J.Ultrastruct.Res. 12, 439-440 (1965).

MOLLENHAUER, H.H., W.G.WHALEY and J.H.LEECH: A function of the golgi apparatus in outer root cap cells. J.Ultrastruct.Res. 5, 193-207 (1961).

MOOR, H.: Ultrastrukturen im Zellkern der Bäckerhefe. J.Cell Biol. 29, 153-155 (1966).

MOOR, H.: Endoplasmic reticulum as the initiator of bud formation in yeast (S.cerevesiae). Arch.Mikrobiol. 57, 135-146 (1967).

MOOR, H. and K.MÜHLETHALER: Fine structure in frozen-etched yeast cells.
J.Cell Biol. 17, 6o9-818 (1963).

MOORE, R.T.: Fine structure of mycota. 6. Occurence of the golgi dictyosome in the heterobasidiomycete Puccinia podophylli.
J.Bact. 86, 866-871 (1963).

MOORE, R.T.: Fine structure of mycota. 12. Karyochorisis, somatic nuclear division, in Cordyceps militaris.
Z.Zellforsch. 63, 921-937 (1964).

MOORE, R.T.: The ultrastructure of fungal cells.
In: The Fungi Vol.I (eds.G.C.Ainsworth and A.S.Sussman) Academic Press N.Y. 95-118 (1965a).

MOORE, R.T.: Distribution and characterization of the golgi complex in the phycomycetes.
J.Cell Biol. 27, 69A (1965b).

MOORE, R.T. and J.H.McALEAR: Fine structure of mycota. 4. Occurence of the golgi dictyosome in the fungus Neobulgaria pura Fr. Petrak.
J.Cell Biol. 16, 131-141 (1963).

MOSER, M.: Basidiomyceten II.
In: Kleine kryptogamenflora (ed.H.Gams), 3.Aufl., G.Fischer Verlag Stuttgart (1967).

MOSES, M.J.: Breakdown and reformation of the nuclear envelope at cell division.
In: Proc.4th Intern.Conf.Electr.Micr.Berlin 1958. Springer Verlag Berlin (196o).

MOTTA, J.J.: A note on the mitotic apparatus in the rhizomorph meristem of Armillaria mellea.
Mycologia (N.Y.) 59, 37o-375 (1967).

MOTTA, J.J.: Somatic nuclear division in Armillaria mellea.
Mycologia (N.Y.) 61, 873-886 (1969).

MURMANIS, L. and R.F.EVERT: Some aspects of sieve cell ultrastructure in Pinus strobus.
Amer.J.Bot. 53, 1o65-1o78 (1966).

NASS, M.M.K. and S.NASS: Intramitochondrial fibers with DNA characteristics. I. Fixation and electron staining reactions.
J.Cell Biol. 19, 593-598 (1963).

NIEDERPRUEM, D.J.: Carbohydrate metabolism. 2. Tricarboxylic acid cycle.
In: The Fungi Vol.I (eds.G.C.Ainsworth and A.S.Sussman) Academic Press N.Y. 269-3oo (1965).

NOVIKOFF, A.B.: Mitochondria.
In: The Cell Vol.II (eds.J.Brachet and H.E. Mirsky) Academic Press N.Y. p.299 (1961).

OLIVE, L.S.: The structure and behavior of fungus nuclei. Bot.Rev. 19, 439-586 (1953).

OVERMAN, J.R. and L.Pine: Electron microscopy of cytoplasmic structures in facultative and anaerobic Actinomyces.
J.Bact. 86, 656-665 (1963).

PALADE, G.E.: A study of fixation for electron microscopy. J.Exp.Med. 95, 285 (1952).

PEYTON, G.A. and C.C.BOWEN: The hostparasite interface of Peronospora manshurica on Glycine max.
Amer.J.Bot. 50, 787-797 (1963).

PICKETT-HEAPS, J.D. and D.H.NORTHCOTE: Organization of microtubules and endoplasmic reticulum during mitosis and cytokinesis in wheat meristem.
J.Cell Sci. 1, 109-120 (1966a).

PICKETT-HEAPS, J.D. and D.H.NORTHCOTE: Cell division in the formation of the stomatal complex of the young leaves of wheat.
J.Cell Sci. 1, 121-128 (1966b).

PINTO-LOPEZ, J.: Contributions to the study of the nuclear structure in fungi.
Portug.Act.Biol.Ser.A 2, 191-210 (1949).

PORTER, K.R.: Changes in cell fine structure accompanying mitosis.
In: Symp.Fine Struct.Cells, Leiden 1954. Groningen Noordhoff Ltd, p.236-250 (1955).

PORTER, K.R.: The submicroscopic morphology of protoplasm. The Harvey Lectures 51, 175-190 (1957).

PORTER, K.R.: The ground substance. Observations from electronmicroscopy.
In: The Cell Vol.II (eds.J.Brachet and H.E. Mirsky) Academic Press N.Y. (1961).

PORTER, K.R. and J.P.CAULFIELD: The formation of the cell plate during cytokinesis in Allium cepa.
In: Proc.4th Intern.Conf.Electr.Micr.Berlin 1958. Springer Verlag Berlin (1960).

PORTER, K.R. and R.D.MACHADO: Studies on the endoplasmic reticulum. IV. Its form and distribution during mitosis in cells of onion root tip.
J.Biophys.Biochem.Cytol. 7, 167-181 (1960).

PRUSSO, D.C. and K.WELLS: Sporobolomyces roseus. I. Ultrastructure. Mycologia (N.Y.) 59, 337-348 (1967).

REBHUN, L.S.: Electron microscopy of basophilic structures of some invertebrate oocytes. J.Biophys.Biochem.Cytol. 2, 93-105 (1956).

REICHLE, R.E. and M.S.FULLER: The fine structure of Blastocladiella emersonii zoospores. Amer.J.Bot. 54, 81-92 (1967).

RENAUD, F.L. and H.SWIFT: The development of basal bodies and flagella in Allomyces arbusculus. J.Cell Biol. 23, 339-354 (1964).

REYNOLDS, E.S.: The use of lead citrate at high pH as an electron-opaque stain in electron microscopy. J.Cell Biol. 17, 208-212 (1963).

RICHARDS, B.M. and A.BAJER: Mitosis in endosperm. Changes in nuclear and chromosome mass during mitosis. Exp.Cell Res. 22, 503-508 (1961).

ROBBINS, E. and N.K.GONATAS: The ultrastructure of a mammalian cell during the mitotic cycle. J.Cell Biol. 21, 429-463 (1964).

ROBBINS, E., G.JENTZSCH and A.MICALI: The centriol cycle in synchronized Hela cells. J.Cell Biol. 36, 329-334 (1968).

ROBINOW, C.F.: Nuclear apparatus and cell structure of rod shaped bacteria. In: The bacterial cell (ed.R.J.Dubos) Cambridge Mass., Havard Univ.Press (1949).

ROBINOW, C.F.: The structure and behavior of the nuclei in spores and growing hyphae of mucorales. I. Mucor hiemalis and M.fragilis. Canad.J.Microbiol. 3, 771-789 (1957).

ROBINOW, C.F.: Observations on cell growth, mitosis and division in the fungus Basidiobolus ranarum. J.Cell Biol. 17, 123-152 (1963).

ROBINOW, C.F. and A.BAKERSPIGEL: Somatic nuclei and forms of mitosis in fungi. In: The Fungi Vol.I (eds.G.C.Ainsworth and A.S.Sussman) Academic Press N.Y. p.119-142 (1965).

ROBINOW, C.F. and J.MARAK: A fiber apparatus in the nucleus of the yeast cell. J.Cell Biol. 29, 129-151 (1966).

ROSKIN, X., P.J.SNYDER and J.H.McALEAR: (1963)
In: R.T.MOORE (1963)

ROSS, J.K.: Nuclear membrane behavior during mitosis in normal and heteroploid myxomycetes.
Protoplasma (Wien) 66, 173-184 (1968).

ROTH, L.E.: Ultrastructure of the somatic nuclear division in the plasmodium of the myxomycete Clastoderma debaryanum.
Mycologia (N.Y.) 60, 426-436 (1968).

ROTH, L.E., S.W.OBETZ and E.W.DANIELS: Electron microscopic studies on mitosis in amebae. I. Ameba proteus.
J.Biophys.Biochem.Cytol. 8, 207-220 (1960).

ROTH, L.E. and E.W.DANIELS: Electron microscopic studies on mitosis in amebae. II. The giant ameba Pelomyxa carolinesis.
J.Cell Biol. 12, 57-78 (1962).

ROTH, L.E., H.J.WILSON and J.CHAKRABORTY: Anaphase structure in mitotic cells typified by spindle elongation.
J.Ultrastruct.Res. 14, 460-483 (1966).

RUTHMANN, A.: Basophilic lamellar systems in the crayfish spermatocyte.
J.Biophys.Biochem.Cytol. 4, 267-275 (1958).

RYTER, A. and O.E.LANDMAN: Electron microscope study of the relationship between mesosome loss and the stable L-state (or protoplast state) in Bacillus subtilis.
J.Bact. 88, 457-467 (1964).

SABATINI, D.D., K.G.BENSCH and R.J.BARRNETT: Cytochemistry and electronmicroscopy. The preservation of cellular ultrastructure and enzymatic activity by aldehyde fixation.
J.Cell Biol. 17, 19-58 (1963).

SAKAI, H.: Studies on sulfhydryl groups during cell division of sea-urchin eggs. VIII. Some properties of mitotic apparatus proteins.
Biochim.Biophys.Acta 112, 132-139 (1966).

SAKAI, A.: Electron microscopy of dividing cells. II. Microtubules and formation of the spindle in root tip cells of higher plants.
Cytologia 34, 57-70 (1969).

SCHNEPF, E.: Zur Feinstruktur von Geosphon pyriforme. Ein Versuch zur Deutung cytoplasmatischer Membranen und Kompartimente.
Arch.Mikrobiol. 49, 112-131 (1964).

SCHRANTZ, J.: Contribution à l'étude de la formation de la paroi sporales chez Pustularia cupularis (L) Fuck.
C.R.Acad.Sci.Paris 262, 1212-1215 (1966).

SCHUSTER, F.L.: Electron microscope observations on spore formation in the true slime mold Didymium nigripes.
J.Protozool. 11, 207-216 (1964).

SCHUSTER, F.L.: Ultrastructure and morphogenesis of solitary stages of true slime molds.
Protistologica 1, 49-62 (1965).

SHATLA, M.N., C.Y.YANG and J.E.MITCHELL: Cytological and fine-structure studies of Aphanomyces euteiches.
Phytopath. 56, 923-928 (1966).

SHELANSKI, M.L. and E.W.TAYLOR: Isolation of a protein subunit from microtubules.
J.Cell Biol. 34, 549-554 (1967).

SINGLETON, J.R.: Chromosome morphology and the chromosome cycle in the ascus of Neurospora crassa.
Amer.J.Bot. 40, 124-144 (1953).

SITTE, P.: Die submikroskopische Organisation der Pflanzenzelle.
Ber.Dtsch.Bot.Ges. 74, 177-190 (1961).

SJOSTRAND, F.S.: A comparison of plasma membrane, cytomembranes and mitochondrial membrane elements with respect to ultrastructural features.
J.Ultrastruct.Res. 9, 561-580 (1963).

SJÖSTRAND, F.S. and L.BARABAS: Effect of modification of protein molecules on structure of mitochondrial membranes.
J.Ultrastr.Res. 25, 121-155 (1968).

SOMERS, C.E., R.P.WAGNER and T.C.HSU: Mitosis in vegetative nuclei of Neurospora crassa.
Genetics 45, 801-810 (1960).

SOMMER, J.R. and J.J.BLUM: Cell division in Astasia longa.
Exp.Cell Res. 39, 504-513 (1965).

STEVENS, B.J.: The fine structure of the nucleolus during mitosis in the grashopper neuroblast cell.
J.Cell Biol. 24, 349-354 (1965).

STRUGGER, S.: Die Uranylacetat-Kontrastierung für die elektronenmikroskopische Untersuchung von Pflanzenzellen.
Naturwiss. 43, 357-365 (1956).

TABER, W.A.: Morphogenesis in basidiomycetes.
In: The Fungi Vol.II. (eds. G.C.Ainsworth and A.S.Sussman) Academic Press N.Y. (1966).

TAMULEVICH, S.R. and R.F.EVERT: Aspects of sieve element ultrastructure in Primula obconica.
Planta (Berlin) 69, 319-337 (1966).

TAYLOR, A.C.: Microtubules in the microspikes and cortical cytoplasm of isolated cells.
J.Cell Biol.28, 155-168 (1966).

THIELKE, CH.: Membransysteme in meiotischen Basidien.
Ber.Dtsch.Bot.Ges. 81, 183-186 (1968a).

THIELKE, CH.: Restitution der Kernmembran in postmeiotischen Basidien.
Ber.Dtsch.Bot.Ges. 81, 315-316 (1968b).

TILNEY, L.G. and K.R.PORTER: Studies on the microtubules in Heliozoa.
J.Cell Biol. 34, 327-343 (1967).

TILNEY, L.G. and J.G.GIBBINS: Differential effects of antimitotic agents on the stability and behavior of cytoplasmic and ciliary microtubules.
Protoplasma (Wien) 65, 167-179 (1968)

TSCHERMAK-WOESS, E.: Strukturtypen der Ruhekerne von Pflanzen und Tieren.
Protoplasmatologia V,1 (1963).

TURIAN, G.: Mitose végétative et action polyploidisante de l'acide borique chez Allomyces macrogynus.
Rev.Cytol.Biol.Vég. 21, 63-69 (1959).

TURIAN, G. and E.C.CANTINO: A study of mitosis in the mold Blastocladiella with a ribonuclease-aceto-orcein staining technique.
Cytologia 25, 101-107 (1960).

VENABLE, J.H. and R.COGGESHALL: A simplified lead citrate stain for use in electron microscopy.
J.Cell Biol. 25, 407-412 (1965).

VODERBERG, K.: Zum Nähr- und Wirkstoffbedarf von Coprinus lagopus.
Z.Naturforsch. 3, 272-279 (1948).

VOLZ, P.A., C.HEINTZ and R.JERSILD and D.J.NIEDERPRUEM: Notes: Synaptenemal complexes in Schizophyllum commune.
J.Bact. 95, 1476-1477 (1968).

WADA, B.: Analysis of mitosis.
Cytologia 30 Suppl. 1-158 (1966).

WAKAYAMA, K.: Contributions to the cytology of fungi. I. Chromosome number in the agaricaceae. Cytologia 1, 369-388 (193o).

WANKA, F.: Ultrastructural changes during normal and colchicine-inhibited cell division of Chlorella. Protoplasma (Wien) 66, 1o5-13o (1968).

WARD, E.W.B. and K.W.CIURYSEK: Somatic mitosis in a basidiomycete. Canad.J.Bot. 39, 1497-15o3 (1961).

WARD, E.W.B. and K.W.CIURYSEK: Somatic mitosis in Neurospora crassa. Amer.J.Bot. 49, 393-399 (1962).

WARIS, H.: Cytophysiological studies on Micrasterias. I. Nuclear and cell division. Physiol.Plant. 3, 1-16 (195o).

WASSERMANN, F.: Wachstum und Vermehrung der lebendigen Masse. Springer Verlag Berlin (1929).

WATSON, M.L.: The nuclear envelope. Its structure and relation to cytoplasmic membranes. J.Biophys.Biochem.Cytol. 1, 257-27o (1955).

WECKE, J.: Vergleichende elektronenmikroskopische Untersuchungen an Membranstrukturen von latent lebenden Organismen verschiedener systematischer Stellung zur Frage des unit-membrane Konzentes. Diss.Math.Nat.Fak. F.U.Berlin (1968).

WELLS, K.: The basidia of Exidia nucleata. I. Ultrastructure. Mycologia (N.Y.) 56, 327-341 (1964a).

WELLS, K.: The basidia of Exidia nucleata. II. Development. Amer.J.Bot. 51, 36o-37o (1964b).

WELLS, K.: Ultrastructural features of developing and mature basidia and basidiospores of Schizophyllum commune. Mycologia (N.Y.) 57, 236-261 (1965).

WESSEL, W. und W.BERNHARD: Vergleichende elektronenmikroskopische Untersuchungen an Ehrlich- und Yoshida-Ascitestumorzellen. Z.Krebsforsch. 62, 14o-152 (1957).

WESTERGAARD, M. and WETTSTEIN VON D.: Studies on the mechanism of crossing-over. 3. On the ultrastructure of the chromosomes in Neottitella rutilans (Fr.) Dennis. C.R.Trav.Lab.Carlsberg 35, 261-286 (1966).

WHALEY, W.G., H.H.MOLLENHAUER and J.E.KEPHART: The endoplasmic reticulum and the golgi structures in maize root cells.
J.Biophys.Biochem.Cytol. 5, 501-523 (1959).

WHALEY, W.G. and J.E.KEPHART and H.H.MOLLENHAUER: Dynamics of cytoplasmic membranes.
In: Cellular membranes in development. (ed. M.Locke) Academic Press N.Y. p.135-173 (1964).

WILSON, C.L.: The cell in development and heredity.
MacMillan Co. N.Y. 3.Aufl. (1928).

WILSON, C.L. and J.R.AIST: Motility of fungal nuclei.
Phytopath. 57, 769-771 (1967).

WILSON, C.L., J.C.MILLER and B.R.GRIFFIN: Nuclear behavior in the basidium of Fomes annosus.
Amer.J.Bot. 54, 1186-1188 (1967).

WISCHNITZER, S.: The annulate lamellae.
Intern.Rev.Cytol. 27, 65-100 (1970).

WOHLFARTH-BOTTERMANN, K.E.: Die Kontrastierung tierischer Zellen und Gewebe im Rahmen ihrer elektronenmikroskopischen Untersuchung an ultradünnen Schnitten.
Naturwiss. 44, 287-288 (1957).

WOODING, F.B.P.: Endoplasmic reticulum aggregates of ordered structure.
Planta (Berlin) 76, 205-208 (1967).

YASUZUMI, G.: Electron microscopy of the nuclear membrane in prophase and telophase in Yoshida sarcoma cells.
Z.Zellforsch. 50, 110-126 (1959).

ZALOKAR, M.: Integration of cellular metabolism.
In: The Fungi Vol.I (eds.G.C.Ainsworth and A.S.Sussman) Academic Press N.Y. p.337-426 (1965).

ZIEGLER, H.: Differenzierte Zelltypen im Pflanzenreich.
In: Die Zelle. Struktur und Funktion. (ed. H.Metzner) Wiss.Verlagsgesellsch.Stuttgart S.124-149 (1966).

ZIMMERMAN, A.M.: Chemical aspects of the isolated mitotic apparatus.
In: The Cell in Mitosis (ed.L.Levine) Academic Press N.Y. p.159-188 (1963).

ZOBEL, R.C. and M.BEER: Electron stains. I. Chemical studies on the interaction of DNA with uranyl salts.
J.Biophys.Biochem.Cytol. 10, 335-343 (1961).

Beachte:

Bei der Drucklegung dieser Arbeit sind die Vorlagen verkleinert worden. Aus diesem Grund müssen die Vergrößerungsangaben aller Abbildungen mit o,75 multipliziert werden.

Fig. 6

Fig. 1

Fig. 2

Fig. 3

Fig. 4

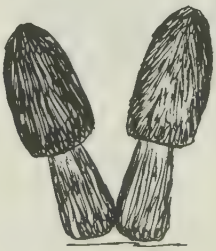


Fig. 5

1 Überblick über die Entwicklung des Fruchtkörpers von Coprinus radiatus (vergl. Tabelle 1).
Abb.: 1:1

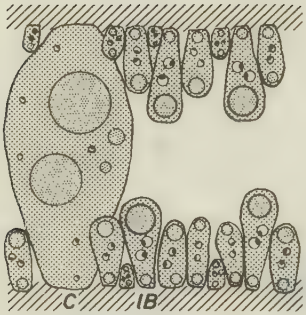


Fig. 1

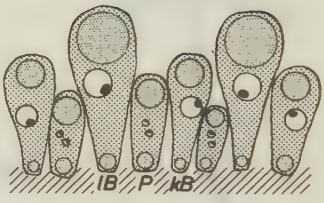


Fig. 2

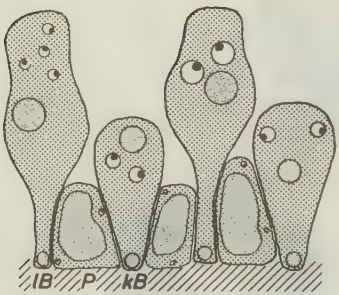


Fig. 3

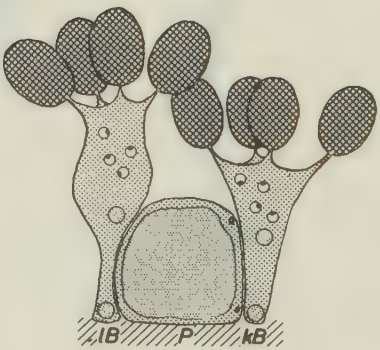


Fig. 4

2 Überblick über die Entwicklung des Hymeniums im Fruchtkörper von Coprinus radiatus.
lB=lange Basidie, kB=kurze Basidie, P=Paraphyse
C=Cystide (vergl. Tabelle 2)
Phasenkontrast-Beobachtung Abb.: 1000:1

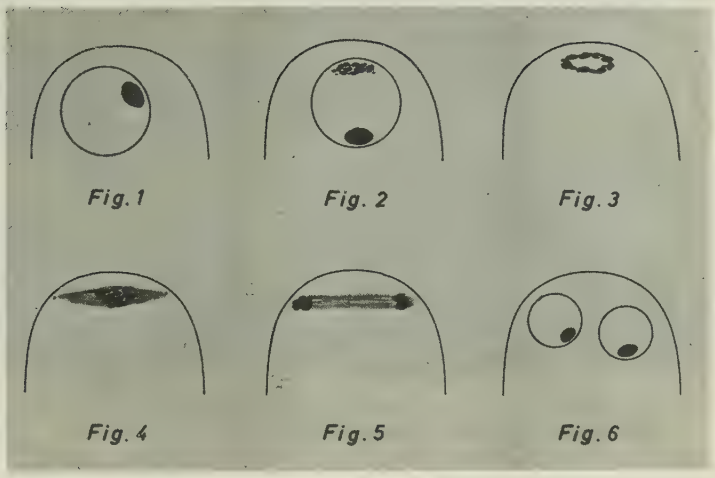


Fig. 1 Fig. 2 Fig. 3

Fig. 4 Fig. 5 Fig. 6

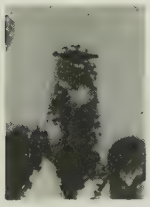
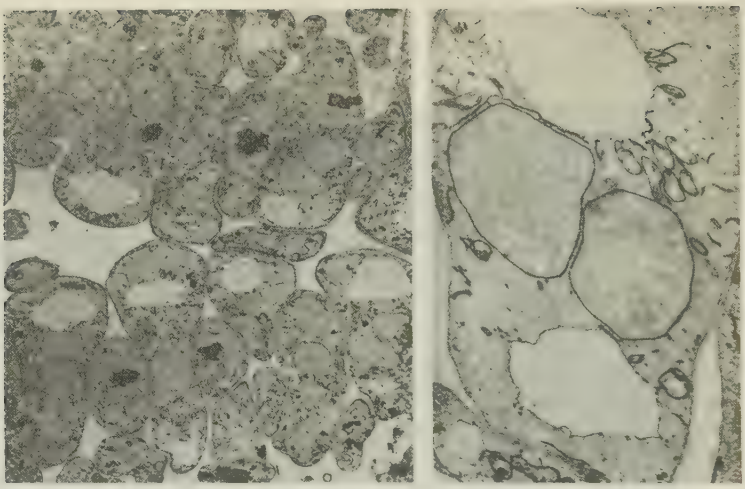


Fig. 7

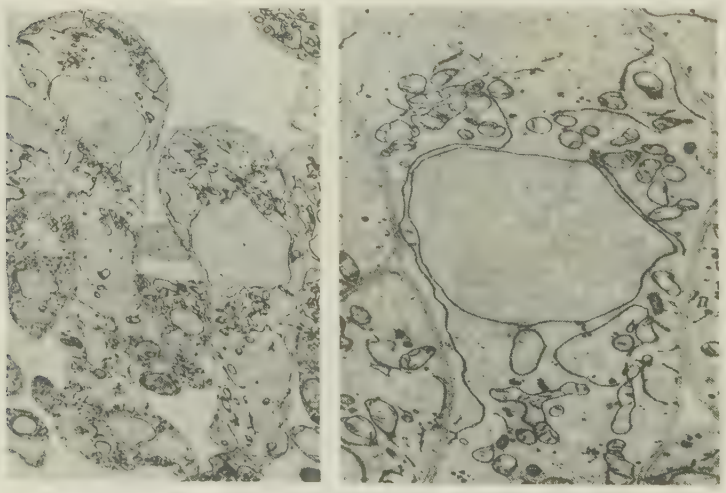
Fig. 8

3 Überblick über den Ablauf der 1.meiotischen Teilung in der Basidienspitze von Coprinus radiatus. Zeichnungen und Photos nach Präparaten der BOUIN-Eisenhämatoxylin-Fixierung.
Der in die Basidienspitze verlagerte Kern zeigt mit Fig.2 ein Prophasebild und mit Fig.3 ein der Diakinese vergleichbares Stadium. Fig.4 und 7 können der Metaphase und Fig.5 und 8 der Telophase zugerechnet werden.
Lichtmikr. Beobachtung zeichn.Abb.: 3000:1
photogr.Abb.: 1000:1



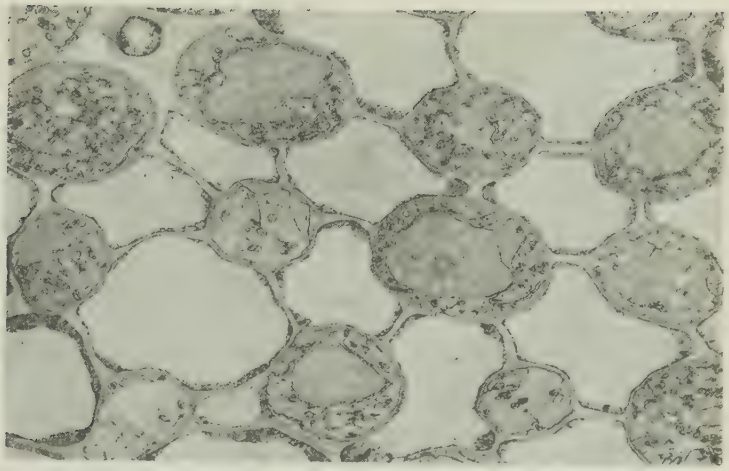
4 Übersicht über das Hymenium mit dikaryotischen Basidien und Paraphysen.
Fix.: $KMnO_4$ Abb.: 1500:1

5 Längsschnitt durch eine dikaryotische Basidie mit zwei Vakuolen.
Fix.: $KMnO_4$ Abb.: 10000:1

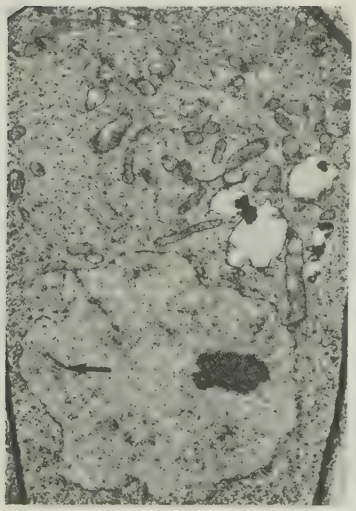


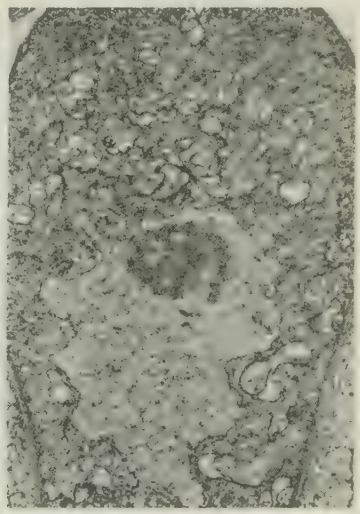
6 Übersicht über das Hymenium mit zwei diploiden Basidien und zwei Paraphysen.
Fix.: $KMnO_4$ Abb.: 3000:1

7 Längsschnitt durch eine diploide Basidie; Kern mit ER-Zisternen.
Fix.: $KMnO_4$ Abb.: 10000:1



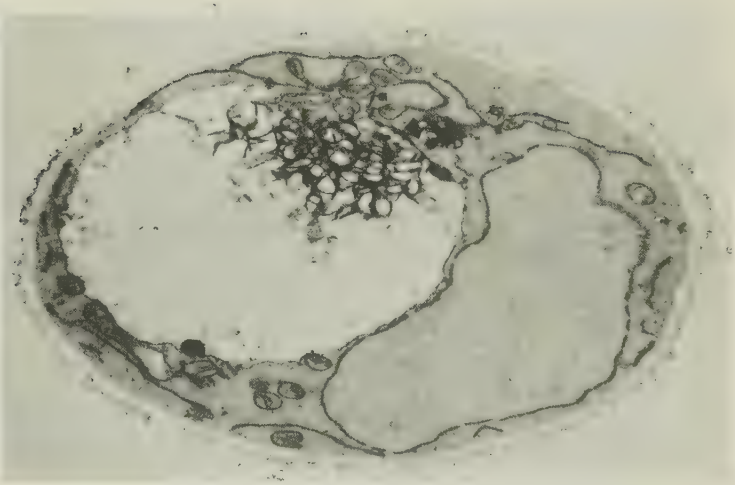
8 Der Querschnitt zeigt die regelmäßige Verteilung der Basidien und Paraphysen im Hymenium.
Fix.: $KMnO_4$ Abb.: 3000:1



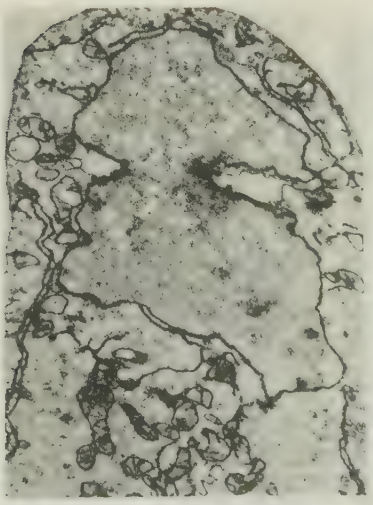


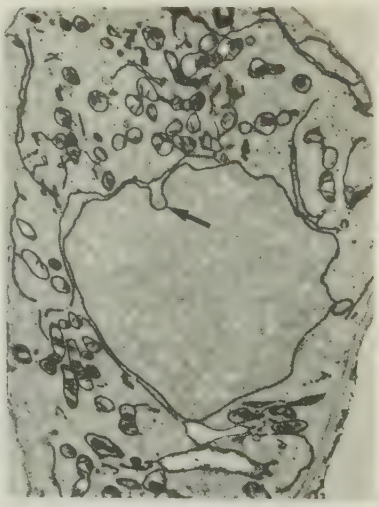
9 Diploide Basidie mit Kern und Nukleolus; (→) synaptischer Komplex.
Fix.: GaO Abb.: 12000:1

10 Diploide Basidie mit Kern und Nukleolus.
Fix.: O-bichromat Abb.: 12000:1



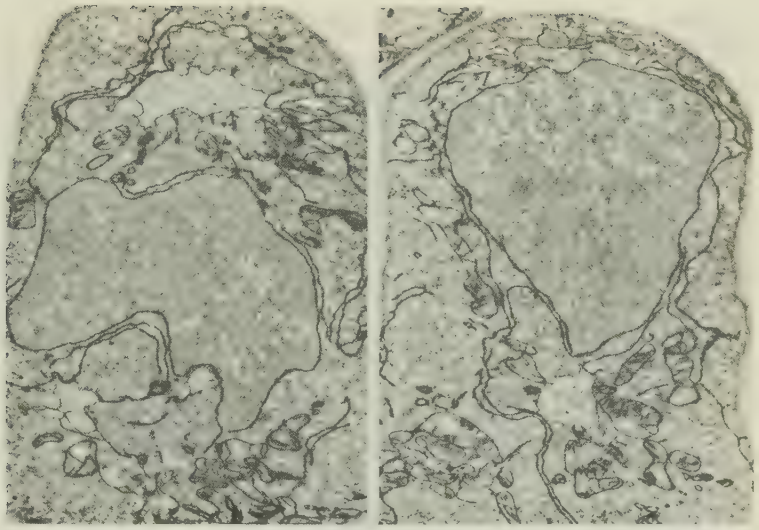
11 Basidienquerschnitt aus der Phase der Kernverlagerung; Kern passiert Vakuole (mit Inhaltsstoffen).
Fix.: Ga/$kMnO_4$ Abb.: 16ooo:1





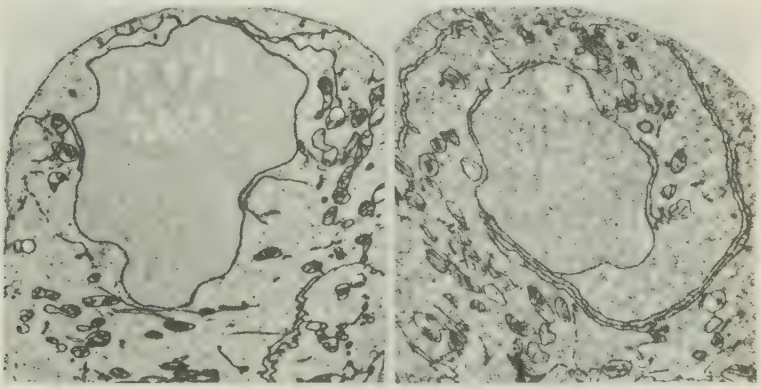
12 Basidienlängsschnitt aus der Phase der Kernverlagerung; der gestreckte Kern passiert die nicht median getroffene Vakuole.
Fix.: $KMnO_4$ Abb.: 12ooo:1

13 Basidienlängsschnitt aus der Phase der Kernverlagerung; an der terminalen Seite des Kerns ist eine Einbuchtung, die mit ihrem Inhalt auf die Anwesenheit eines Centriols hinweist.
Fix.: Ga/$KMnO_4$ Abb.: 12ooo:1



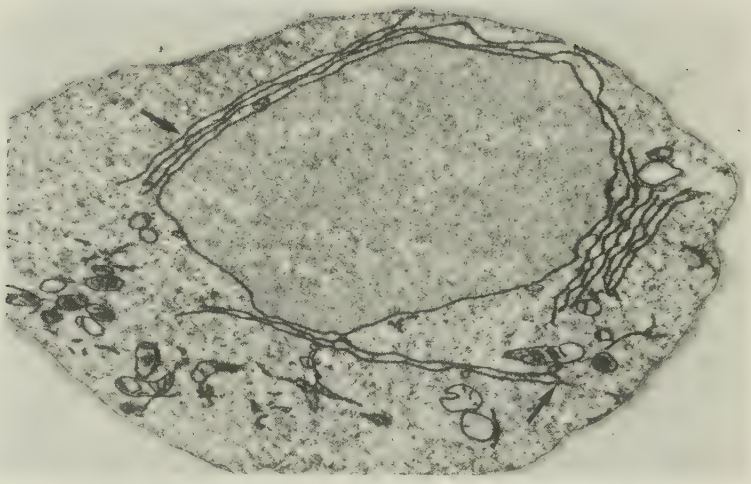
14 Basidienlängsschnitt vor der terminalen Kernverlagerung; das kondensierte DNS-Material erscheint in Form kontrastleerer Stellen im Kern verteilt.
Fix.: $KMnO_4$ Abb.: 10000:1

15 Basidienlängsschnitt nach der Phase der Kernverlagerung; terminale Lokalisation des DNS-Materials.
Fix.: $KMnO_4$ Abb.: 10000:1

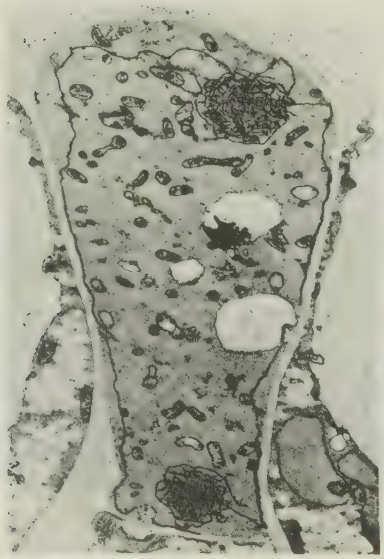


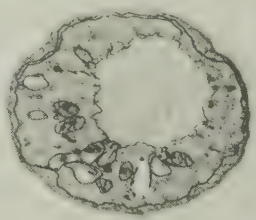
16 Basidienlängsschnitt nach der Phase der Kernverlagerung; terminale Gruppierung des kondensierten DNS-Materials im Kern.
Fix.: $KMnO_4$ Abb.: 10000:1

17 Basidienlängsschnitt nach der Phase der Kernverlagerung; termin.Konzentration des genet.Materials.
Fix.: $KMnO_4$ Abb.: 10000:1



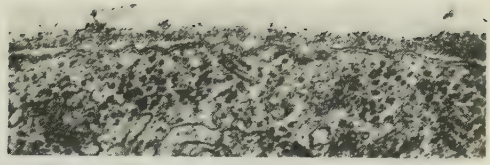
18 Basidienquerschnitt durch diploiden Kern mit Zisternenstapel; (→) Pore, Vesikel.
Fix.: $KMnO_4$ Abb.: 16ooo:1



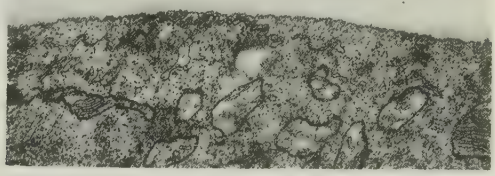


19 Basidienlängsschnitt mit wandständigem ER, das mit basal. und term. ER-Komplexen in Verbindung steht.
Fix.: $KMnO_4$ Abb.: 7ooo:1

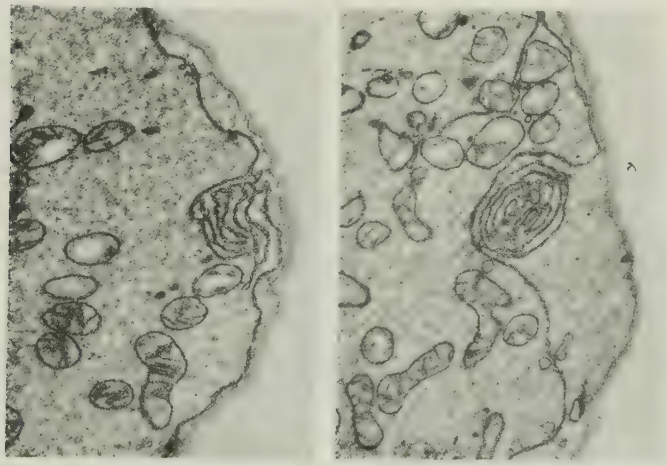
20 Basidienquerschnitt zeigt den regelmäßigen Verlauf des wandständigen ER in Höhe der Vakuole.
Fix.: $KMnO_4$ Abb.: 7ooo:1



22 Das Plasmalemma wird von zwei stark kontrastierten Schichten gebildet, die eine innere transparente begrenzen.
Fix.: GaO Abb.: 60000:1

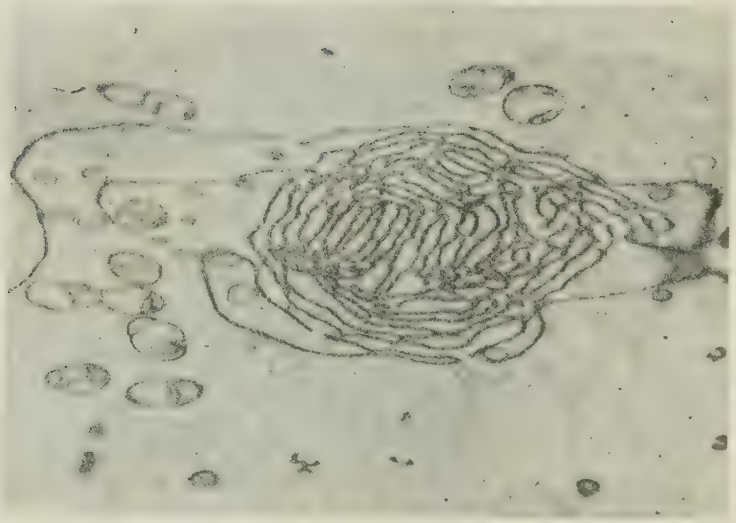


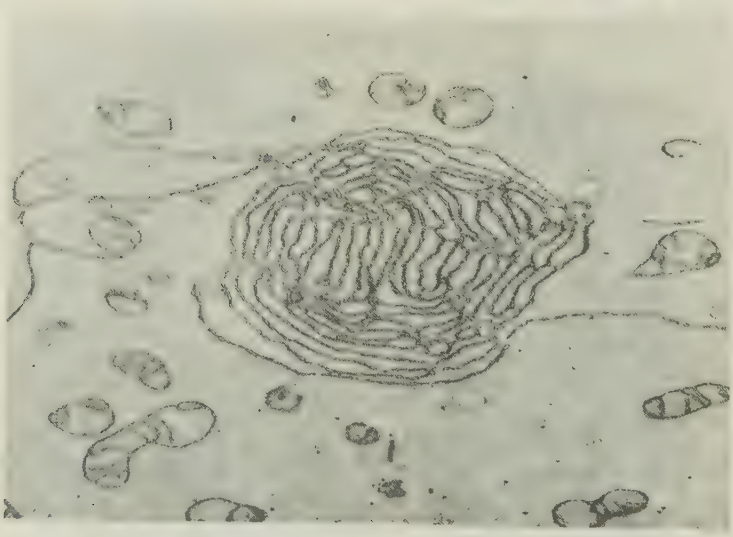
23 Das wandständige ER tritt in Form von Vesikelketten in unmittelbarer Nähe des Plasmalemmas in Erscheinung.
Fix.: O-bichromat Abb.: 20000:1



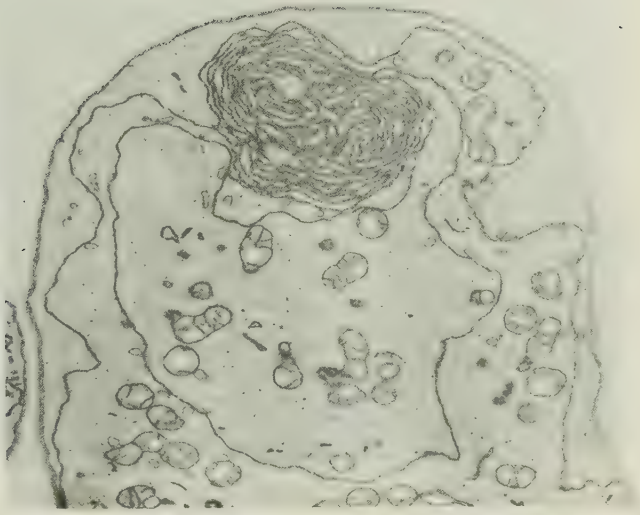
24 Basidienquerschnitt; aus dem wandständigen ER bildet sich durch Aufschichtung der innere Kern des ER-Komplexes.
Fix.: $KMnO_4$ Abb.: 20000:1

25 Basidienlängsschnitt; Stadium wie Abb.24.
Fix.: $KMnO_4$ Abb.: 20000:1

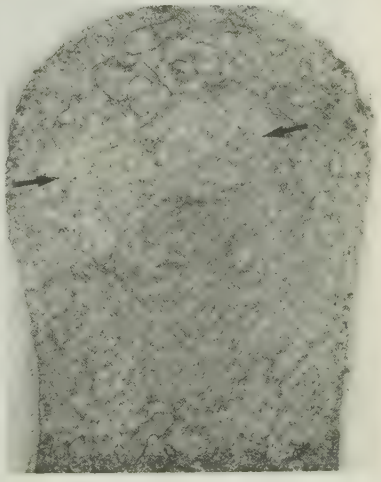




26 Basidienlängsschnitte mit ER-Komplexen in der Aufbauphase; die beiden Abbildungen stellen Parallel-
27 schnitte dar.
Fix.: $KMnO_4$ Abb.: 25000:1

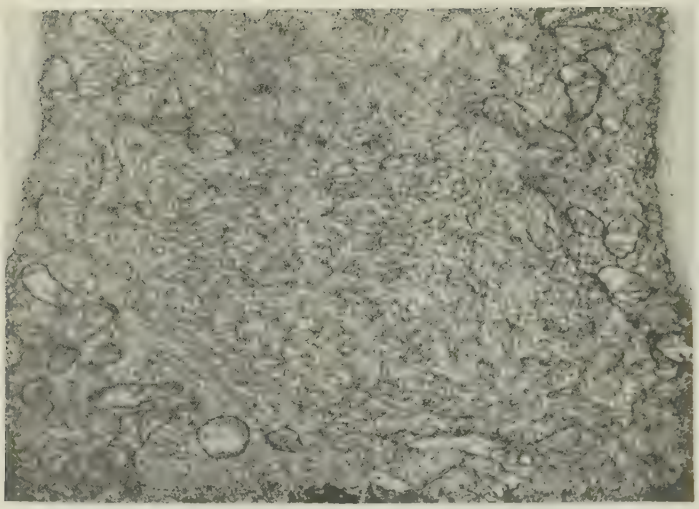


28 Am Ende der Aufbauphase zeigt der ER-Komplex noch die Verbindungen zum wandständigen ER.
Fix.: $KMnO_4$ Abb.: 15000:1



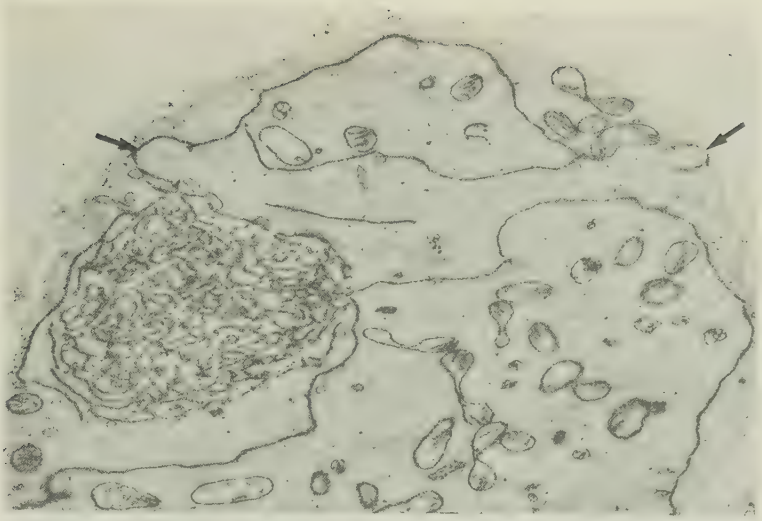
29 Der ausgebildete ER-Komplex grenzt an den Meioseraum (→), der hier durch einen kontrastschwachen Bezirk erkennbar wird.
Fix.: $KMnO_4$ Abb.: 10000:1

30 Wie Abb.29; hier wird der Meioseraum (→) als weitgehend ribosomenfreie Stelle erkennbar.
Fix.: O-bichromat Abb.: 10000:1

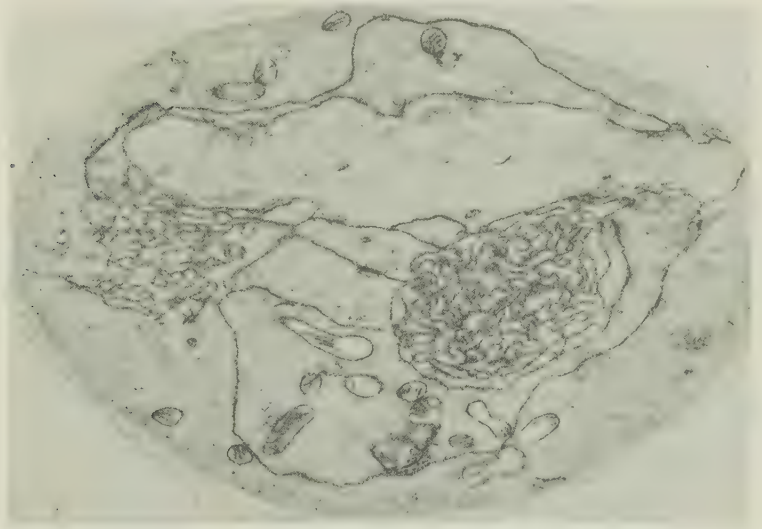


31 Der ER-Komplex zeigt sich als Vesikelfeld, das von Membranfragmenten umhüllt wird.
Fix.: GaO Abb.: 25ooo:1

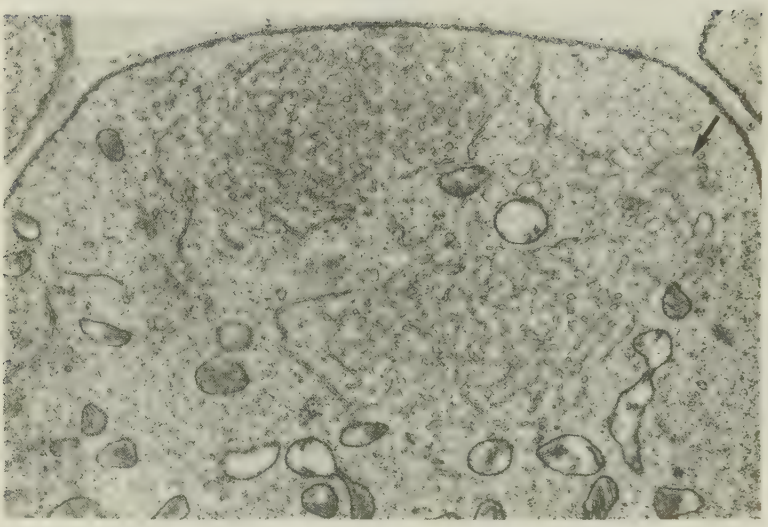
32 Auch nach dieser Fixierung erscheint der ER-Komplex als eine von Membranen begrenzte Vesikelansammlung.
Fix.: O-bichromat Abb.: 25ooo:1



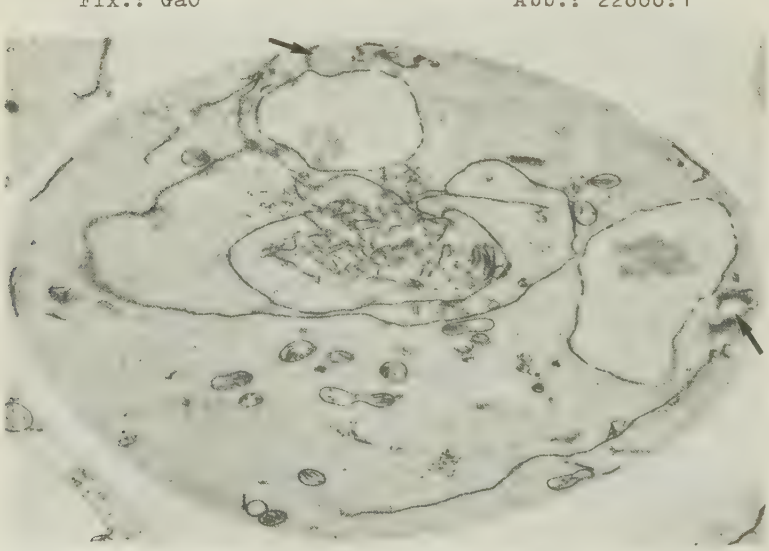
33 Basidienlängsschnitt; mit Ausbildung der Spindel (→ Pole) zeigt der ER-Komplex eine Fragmentierung seiner Doppelmembranen.
Fix.: Ga/$KMnO_4$ Abb.: 22000:1



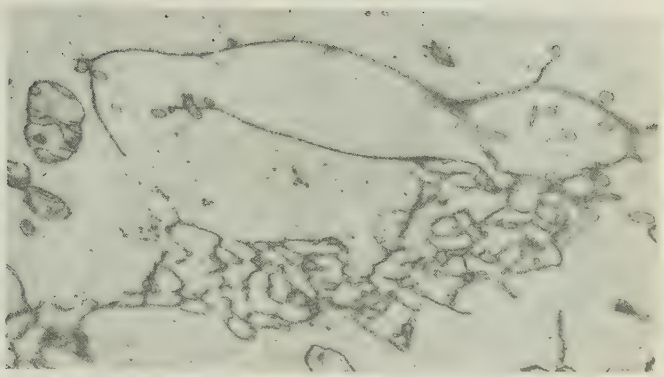
34 Basidienquerschnitt; der Fragmentierung folgt unmittelbar eine Vesikelbildung; Vesikel erscheinen an den Spindelpolen und am Rand des Meioseraums.
Fix.: Ga/$KMnO_4$ Abb.: 22000:1



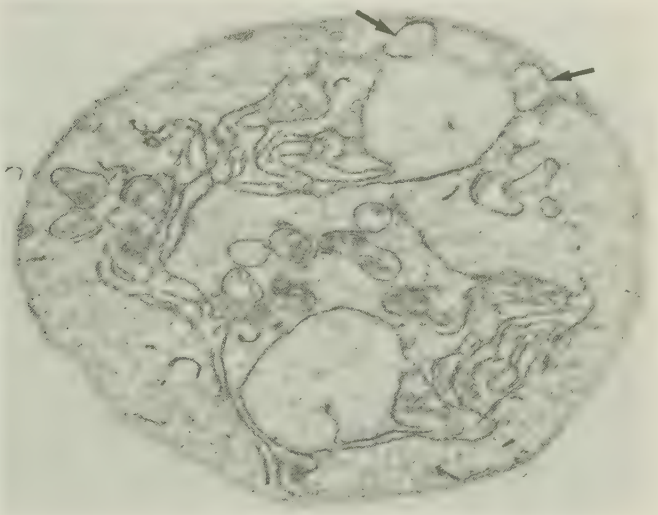
35 Basidienlängsschnitt; auch die Abb. dieser Fixierung zeigt 2 ER-Komplexe und Vesikel am Spindelpol (→).
Fix.: GaO Abb.: 22ooo:1



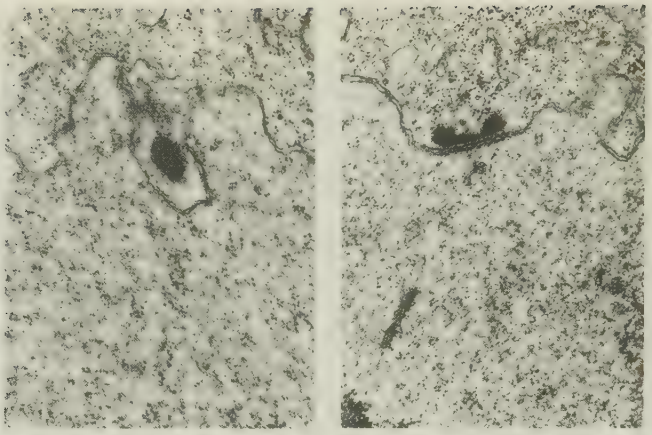
36 Basidienquerschnitt; Ende der 1.meiot.Teilung; restituierte Kerne mit Centriol (→) und Nukleolus, sowie ein sich auflösender ER-Komplex.
Fix.: Ga/$KMnO_4$ Abb.: 22ooo:1



37 Die sich auflösenden Reste des ER-Komplexes zeigen als Ausdruck ihrer Labilität eine Vernetzung der Doppelmembranen.
Fix.: Ga/$KMnO_4$ Abb.: 2oooo:1

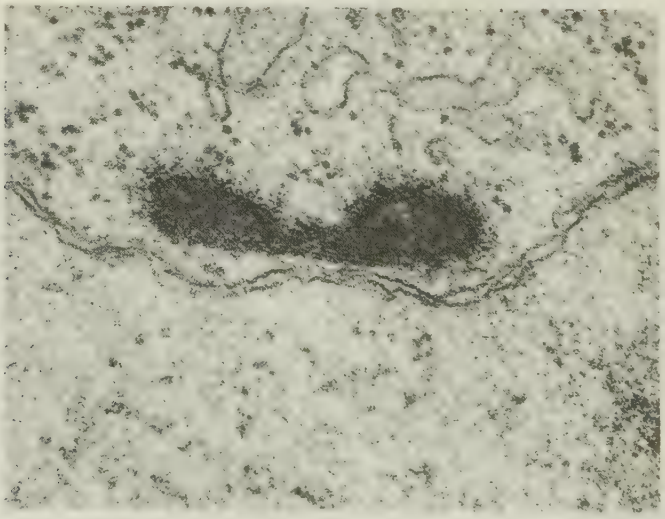


38 Basidienquerschnitt; Beginn der 2.meiot.Teilung; oberer Kern mit zwei sich polarisierenden Centriolen (→); Ausbildung eines ER-Komplexes für jeden sich teilenden Kern.
Fix.: $KMnO_4$ Abb.: 2oooo:1

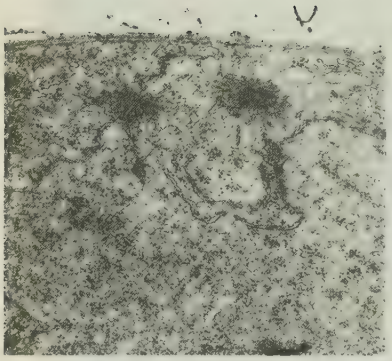


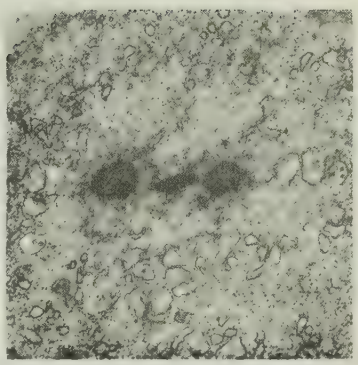
39 Centriol in einer Einbuchtung der Kernhülle während der terminalen Kernverlagerung (vergl.Abb.13).
Fix.: GaO Abb.: 30000:1

40 Bipolares Centriol an der terminalen Kernseite nahe der Basidienspitze.
Fix.: GaO Abb.: 30000:1



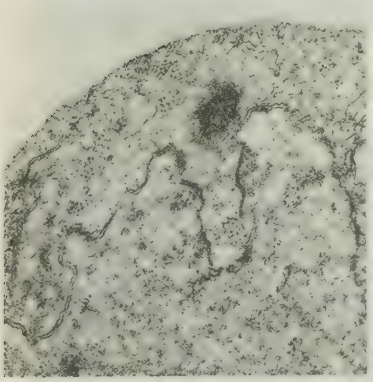
41 Starke Auflösung eines bipolaren Centriols, das als Teilungsstadium angesehen wird.
Fix.: GaO Abb.: 100000:1

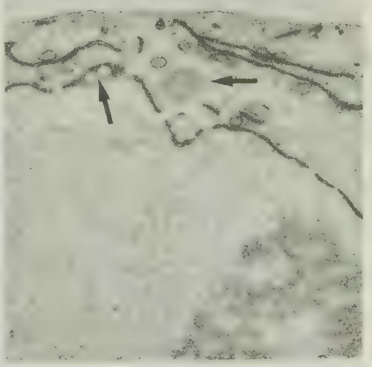




42 Basidienlängsschnitt; zwei Centriolen mit Mikrotubuli außerhalb der noch intakten Kernhülle am Beginn der Polarisationsphase.
Fix.: GaO Abb.: 30000:1

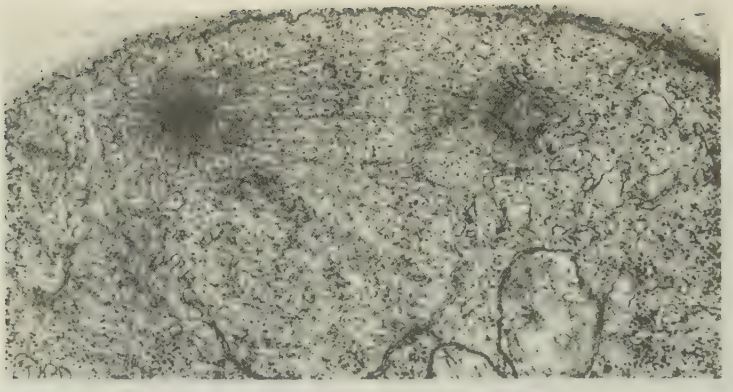
43 Basidienquerschnitt; Stadium der Centriolen wie in Abb.42; die verbindende Struktur erscheint als Rest des vorangegangenen Teilungsvorganges.
Fix.: GaO Abb.: 30000:1

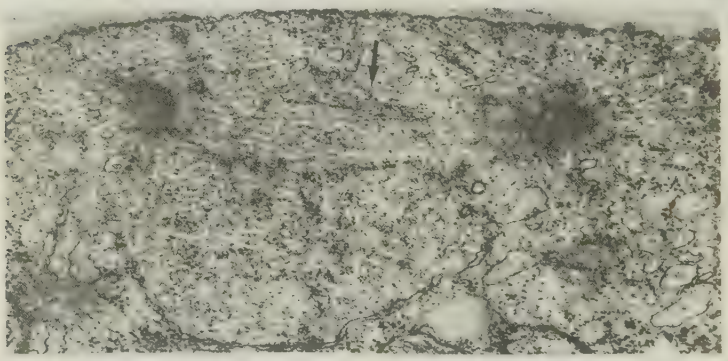




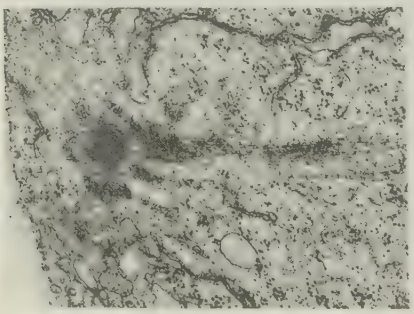
44 Centriol während der Polarisationsphase zum Spindelpol; Kernhülle ist noch intakt.
Fix.: GaO Abb.: 30000:1

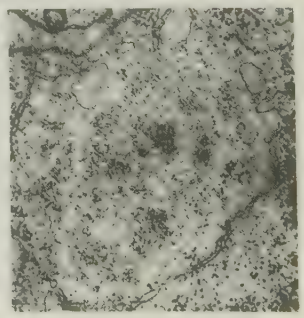
45 Centriolstruktur (→) in einem Stadium wie Abb.44; zwei Kernporen (→) in Aufsicht.
Fix.: Ga/$KMnO_4$ Abb.: 30000:1





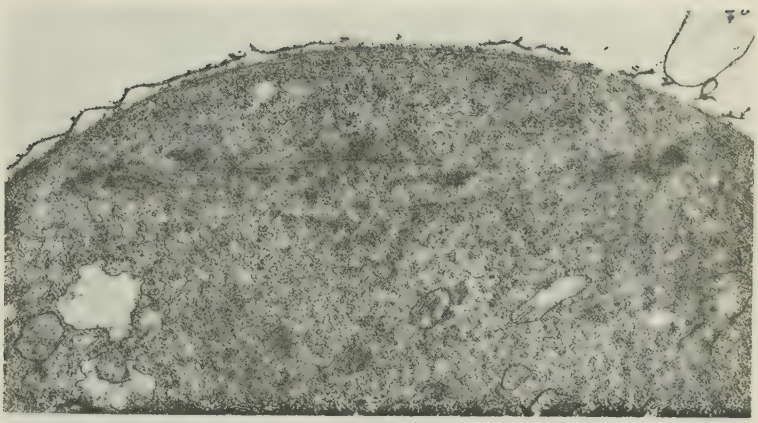
46 Die Centriolen während der Polarisationsphase;
47 Mikrotubuli verbinden die beiden Strukturen (→).
Fix.: GaO Abb.: 40000:1



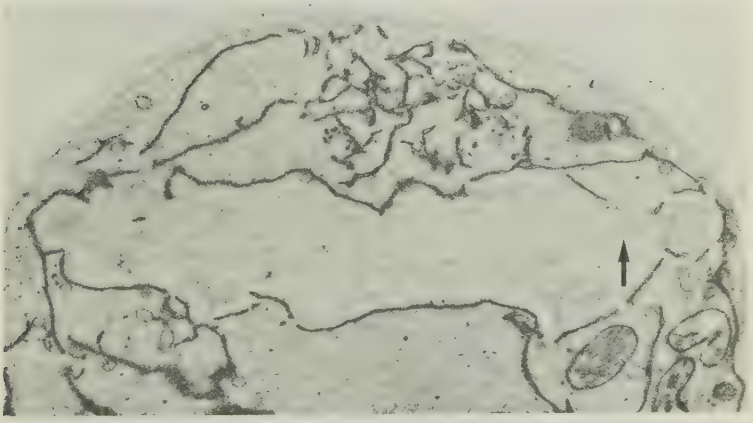


48 Medianschnitt durch ein Centriol in Polstellung;
Mikrotubuli strahlen aus der äußeren Zone der Struktur in den Kern und radial ins periphere Plasma.
Fix.: GaO Abb.: 30000:1

49 Querschnitt durch das den Meioseraum durchziehende Mikrotubulibündel.
Fix.: GaO Abb.: 30000:1



50 Basidienlängsschnitt; zwei Centriolen bilden die Pole eines Spindelapparates; Kernhülle erscheint fragmentiert; ER-Komplex unterhalb der Kernteilungszone.
Fix.: GaO Abb.: 2oooo:1

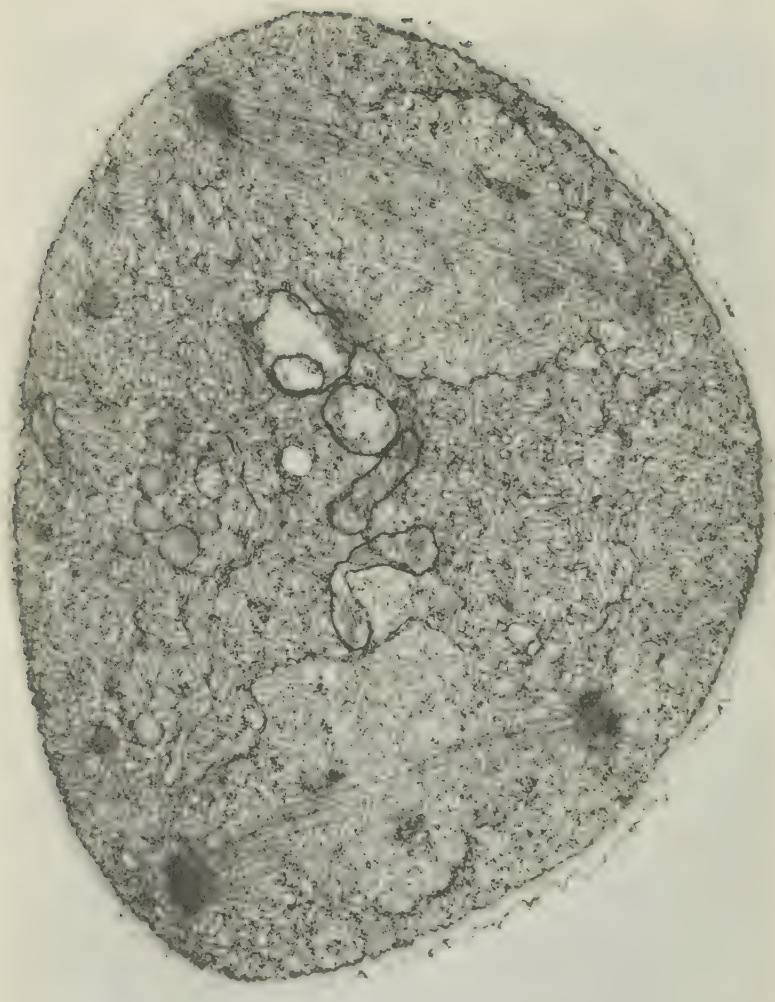


51 Basidienlängsschnitt; Stadium wie Abb.5o; Spindelpole von ER-Fragmenten gegen das Cytoplasma abgeschirmt; Reste der Mikrotubuli (→) erhalten; ER-Komplex hier über der Kernteilungszone lokalisiert.
Fix.: Ga/$KMnO_4$ Abb.: 2oooo:1

52 Basidienlängsschnitt; Stadium der 1.meiot.Teilung; Spindelapparat in der Spitze der Basidie; die Masse der Mikrotubuli durchzieht den Meioseraum; Kernhülle ist fragmentiert.
Fix.: GaO Abb.: 30000:1

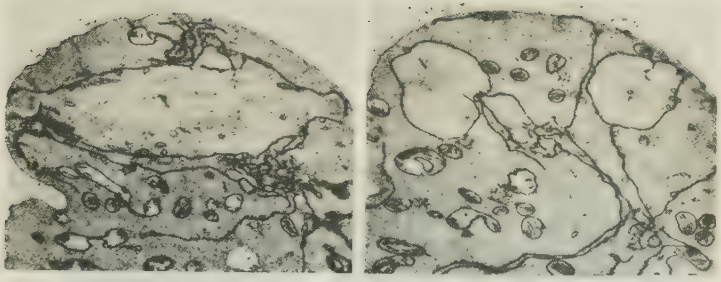
53 Basidienquerschnitt; Stadium der 1.meiot.Teilung, wie Abb.52; Verbindungsstelle zwischen Mikrotubuli und DNS-Konzentration (→); Unterschiede treten im Spindelapparat zwischen den beiden Schnittebenen nicht hervor.
Fix.: GaO

Abb.: 30000:1



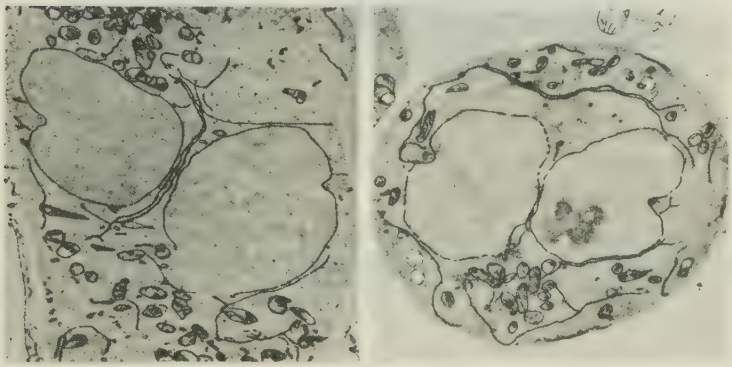
54 in der Schnittebene werden die beiden ausgebildeten Spindelapparate sichtbar; die Fragmentierung der Kernmembranen hat zuerst an den Spindelpolen stattgefunden.
Fix.: GaO

Abb.: 30000:1



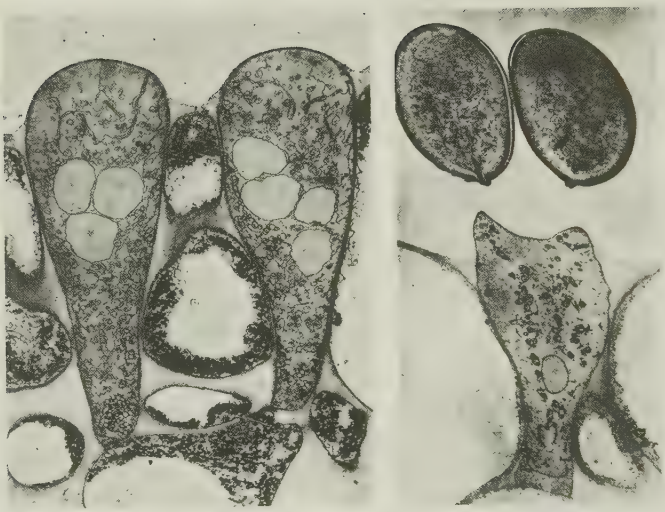
55 Basidienlängsschnitt; Stadium der 1.meiot.Teilung, wie Abb.51; die Kernmembran ist an den Verbindungsstellen zum ER-Komplex fragmentiert.
Fix.: Ga/$KMnO_4$ Abb.: 7ooo:1

56 Basidienlängsschnitt; Ende der 1.meiot.Teilung; die Restitution der Kernhüllen ist abgeschlossen, doch sind noch Verbindungen zwischen den Kernen und der Resten der ER-Komplexe vorhanden.
Fix.: Ga/$KMnO_4$ Abb.: 7ooo:1



57 Basidienlängsschnitt; Stadium zwischen den beiden meiotischen Teilungen; Kerne in den Basidienbauch verlagert; die Interkinesekerne behalten die Centriolstruktur in einer Einbuchtung der Kernhülle.
Fix.: Ga/$KMnO_4$ Abb.: 1oooo:1

58 Basidienquerschnitt; Stadium wie Abb.57; die Centriolen treten an den Interkinesekernen in polarisierter Stellung in Erscheinung.
Fix.: Ga/$KMnO_4$ Abb.: 1oooo:1



59 Postmeiotische, kurze Basidie mit vier Kernen vor der Ausbildung der Sterigmen; das stark kontrastierte Glycogen steht in Verbindung mit der Vergrößerung der Paraphysen.
Fix.: $KMnO_4$ Abb.: 3000:1

60 Kurze Basidie vor der Auswanderung der Kerne mit zwei median angeschnittenen Sporen; die dünnen Sterigmen fehlen in der Abbildung.
Fix.: $KMnO_4$ Abb.: 2000:1

Lebenslauf

Am 1o.Oktober 1937 wurde ich als Sohn des Kaufmanns Karl Lerbs und seiner Ehefrau Hildegard, geb.Staege, in Berlin geboren.
Von 1943 bis 1947 besuchte ich die Grundschule in Dahlewitz, Krs.Zossen, und anschließend die Ulrich-von-Hutten-Oberschule in Berlin-Lichtenrade. Die Reifeprüfung bestand ich 1956 an der Sophie-Scholl-Oberschule in Berlin-Schöneberg.
Im Sommersemester 1958 begann ich an der Freien Universität Berlin mit dem Studium der Fächer Biologie, Chemie und politische Propädeutik. Nach 12-semestrigem Studium legte ich 1966 die Erste und nach einer 2-jährigen Referendarzeit 1968 die Zweite Staatsprüfung für das höhere Lehramt ab.
Im Januar 1969 begann ich unter Anleitung von Frau Prof.Dr.Ch.Thielke mit den Untersuchungen zu der vorliegenden Dissertation. Seit Sommersemester 197o arbeite ich außerdem als wissenschaftlicher Assistent am Pflanzenphysiologischen Institut der Freien Universität Berlin.

Druck: Dissertationsdruckstelle, 1 Berlin 33, Garystr. 45

Die Arbeit wurde in den Jahren 1968-69 im Pflanzenphysiologischen Institut und der Abteilung für Elektronenmikroskopie der Freien Universität Berlin auf Anregung von Frau Prof.Dr.Ch.Thielke durchgeführt, der ich für ihr Interesse an der Durchführung der Untersuchungen und für manche klärende Kritik besonders herzlich danke.
Ebenso sage ich Herrn Prof.Dr.Ing.E.Wiesenberger meinen herzlichen Dank für die Unterrichtung in der Handhabung des Elektronenmikroskops und für die Möglichkeit einer regelmäßigen Arbeitsdurchführung.

Herrn Prof.Dr.J.Reinert danke ich für die Überlassung des Arbeitsplatzes.